SHOUT
SHARE
IT

ARC
0884

HARVARD UNIVERSITY

VE RI TAS

LIBRARY

OF THE

Museum of Comparative Zoology

LIBRARY
MUS. COMP. ZOOLOGY
CAMBRIDGE, MASS.

ÉTUDES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ANNÉLIDES,

PAR

W. SALENSKY,
Professeur à Odessa.

DEUXIÈME PARTIE.

Développement de Branchiobdella.

(PLANCHES I A V.)

Branchiobdella est un objet tellement connu et tellement répandu, qu'il serait inutile de décrire en détail la manière dont on se procure ses œufs. Le matériel se trouve en abondance à peu près partout où se rencontrent les écrevisses.

Je crois toutefois nécessaire de dire quelques mots sur les espèces de *Branchiobdella* qui se tiennent sur les écrevisses, d'autant plus que, malgré les investigations récentes, cette question ne peut être considérée comme définitivement tranchée. Voici son état actuel :

Henle (1) a établi deux espèces de *Branchiobdella* : *Branchiobdella Astaci,* qui habite les branchies de l'écrevisse, et *Branchiobdella parasita,* qui se rencontre sur la surface du corps de ce crustacé. Ces deux espèces se distinguent entre elles par la forme de leurs mâchoires. Plus tard, elles furent l'objet d'une étude plus sérieuse de la part Dorner (2); cet auteur signala, dans leur structure, des différences plus essentielles que celles constatées par Henle.

---

(1) HENLE. *Mull. Arch.* 1835.

(2) DORNER. *Zeitschr. für Wiss. Zoologie*, t. 15.

L'année dernière, Whitmann (1) a décrit encore une espèce de *Branchiobdella* qui se tient sur *Astacus japonicus,* et qu'il a appelée *Branchiobdella pentodonta.* Un peu plus tard, Ostróumoff (2) a donné la description d'une nouvelle espèce habitant les branchies d'*Astacus leptodactylus.* Les travaux de Voigt (3) et de Gruber (4) parurent à peu près en même temps. Ces deux investigateurs, en ce qui concerne la systématique du genre *Branchiobdella,* sont arrivés à des conclusions diamétralement opposées. Voigt affirme que, sur *Astacus fluviatilis,* on ne rencontre qu'une seule espèce de *Branchiobdella,* savoir *Branchiobdella Astaci,* Odier; il lui attribue toutes les particularités qui, d'après Dorner, caractérisent *Branchiobdella parasita.* Par contre, Gruber distingue quatre espèces que pourtant il incline à considérer comme des " constante Varietäten „; ce sont : *Branchiobdella pentodonta, Branchiobdella parasita, Branchiobdella Astaci* et *Branchiobdella hexadonta.* Or, il fait observer que ces formes, même si on les considère comme des variétés et non comme des espèces, présentent une constance étonnante de certains caractères; si le volume des œufs, par exemple, est différent pour chacune des espèces, leur caractère principal, c'est-à-dire la forme des mâchoires, est tellement stable, qu'il se retrouve, même chez des embryons.

Dans mes recherches, j'avais exclusivement affaire à l'espèce de *Branchiobdella* qui habite les branchies de différentes espèces d'écrevisses. Ne voulant pas m'engager dans le dédale des finesses systématiques, je me bornerai à faire remarquer que j'ai pu distinguer trois formes de *Branchiobdella* différentes, non seulement par la configuration de leurs mâchoires et par divers caractères anatomiques, mais encore par le volume de leurs œufs et parce qu'elles habitent diverses espèces d'écrevisses. Sur les branchies d'*Astacus fluviatilis,* je rencontrai toujours la forme de *Branchiobdella* décrite, dans tous ses détails, par Dorner. La *Branchiobdella* qui se tient sur les branchies d'*Astacus leptodactylus* diffère notablement de la précédente, comme l'a clairement démontré Ostróumoff. Le volume de ses œufs est aussi beaucoup plus considérable. Enfin, dans un certain endroit du Dniester, sur les branchies d'*Astacus fluviatilis,* se rencontre une très petite forme de *Branchiobdella,* la plus voisine de *Branchiobdella pentodonta.* Par suite de son extrême exiguité, ses œufs sont de dimension moindre que ceux de ses congénères. Leur petitesse est telle qu'ils ne se prêtent point à la confection de coupes. Je laisse aux zoologistes, qui ont pour but spécial l'étude de la systématique, à trancher la question de savoir si toutes ces formes doivent être regardées comme des espèces, ou bien comme des variétés; quant à moi, je n'ai pu consacrer, à cette question spéciale, le temps nécessaire. Dans tous les cas, il n'y a pas à en douter, toutes ces variétés présentent certains caractères constants, signalés par Gruber chez d'autres variétés de *Branchiobdella,* et elles habitent toujours sur différentes espèces du genre écrevisse. En ce qui concerne leur développement, il est tellement uniforme dans ses moindres détails, que je ne décrirai pas séparément l'évolution de chaque espèce. Mes recherches concernent principalement le développement de *Branchiobdella* parasite d'*Astacus leptodactylus,* dont les œufs, grâce à leur volume, se prêtent le mieux à la confection des coupes.

---

(1) *Zoologischer Anzeiger*, 1883, nº 125.
(2) Id. nº 131.
(3) Id. nº 133, 134.
(4) Id. nº 138.

I. — Maturation et fécondation de l'œuf.

Il suffit d'avoir disséqué une écrevisse, pour connaître les œufs blancs et de forme ovalaire de *Branchiobdella.* Ils sont fixés aux branchies de l'animal à l'aide d'un pédicule très mince, et revêtus par deux membranes. La membrane externe constitue une épaisse capsule chitineuse, et enveloppe l'œuf tout entier; elle s'allonge d'un côté pour former le pied qui sert à la fixation de l'œuf; de l'autre, elle donne naissance à un mince prolongement triangulaire. Cette membrane est très dure et très élastique, et constitue ainsi un sérieux obstacle à l'étude de l'œuf. Il est impossible de la détacher de l'œuf vivant, à la surface duquel elle s'applique intimement. L'acide picrique, le liquide de Kleinenberg, l'alcool, déterminent la rétraction de cette membrane. En se rétractant, elle exerce une compression sur l'œuf même. Pour ce motif, ces liquides conservateurs ne peuvent être employés dans le but de durcir des œufs de *Branchiobdella*. Par contre, plongée dans l'acide chromique, la membrane chitineuse se gonfle; soumise à une action durable de ce réactif, elle s'amincit, s'amollit, et on peut alors facilement l'enlever à l'aide d'une aiguille. Cette membrane correspond à la capsule ovulaire des autres Hirudinées. La membrane interne, qui représente la membrane vitelline, enveloppe immédiatement le vitellus. Elle est si mince et si fortement appliquée contre le vitellus, qu'on ne parvient jamais à la détacher sans endommager ce dernier. D'ailleurs, son enlèvement n'est nullement nécessaire, car elle n'empêche, en aucune façon, l'étude de l'œuf ou de l'embryon; elle laisse passer très bien les matières colorantes et les liquides conservateurs.

Je n'ai pas réussi à distinguer de micropyle sur aucune des membranes en question.

Ces deux membranes diffèrent au point de vue de leur genèse et de leur signification morphologique. La membrane vitelline se forme encore dans l'ovaire, et est probablement un produit de sécrétion de la cellule ovulaire. Sur des œufs vivants retirés de l'ovaire, elle présente une grande résistance et ne se déchire que lorsqu'on exerce, au moyen d'une aiguille, une forte pression sur la lamelle couvrante.

Quant à la membrane externe, elle ne se forme qu'au moment de la ponte. Je n'ai point d'observations relatives à son origine, mais je suppose qu'elle est le produit de sécrétion des cellules de l'oviducte. Elle correspond complètement à la capsule ovulaire de *Nephelis*, dont elle présente la consistance; elle en diffère seulement par ce qu'elle enveloppe un seul œuf et non plusieurs, comme c'est le cas chez *Nephelis*.

Le vitellus de *Branchiobdella*, semblable au vitellus de quelques Annélides, notamment à celui de *Terebella*, d'*Aricia* et d'autres, consiste en une grande quantité de granules deutoplasmiques très réfringents, épars dans du protoplasme finement granuleux. Sa structure est uniforme dans tout l'œuf, à l'exception d'un petit espace qui circonscrit le noyau. Celui-ci est exclusivement formé de protoplasme. Les granules deutoplasmiques se colorent très mal par le carmin et constituent ainsi un sérieux obstacle à l'observation des coupes.

Le noyau des œufs encore renfermés dans l'ovaire, représente une vésicule sphérique d'un volume insignifiant. Il est entouré par du protoplasme si fortement appliqué à sa surface que, lorsqu'on presse l'œuf, le protoplasme est expulsé avec le noyau. Dans les œufs non pondus, le noyau siège au centre du vitellus. A l'intérieur du noyau, on distingue toujours plusieurs nucléoles.

Les toutes premières modifications reconnaissables dans un œuf fraîchement pondu, intéressent la forme et la situation du noyau.

A la surface des œufs, immédiatement après la ponte, on reconnaît d'abord une petite tache claire, surtout distincte sur des préparations durcies dans l'acide chromique. Cette tache (fig. 1), qui indique le siège du noyau, correspond à la cellule polaire observée chez les autres animaux. Sur des coupes transversales et longitudinales appartenant à ce stade et aux stades subséquents, on peut suivre en détail les modifications de la vésicule germinative. Chez *Branchiobdella*, elles sont en tous points semblables à celles signalées, par Oscar Hertwig, chez d'autres Hirudinées.

Une semblable coupe longitudinale est représentée figure 2, planche III. Le noyau, qui siège encore au centre de l'œuf, affecte la forme d'amphiaster. Il se compose de deux noyaux (*Nc* et *Np*) réunis entre eux par des filaments bipolaires. Ces noyaux, aux contours bien nets, tiennent en suspension de petits corpuscules qui représentent probablement les résidus des nucléoles. A ce stade du développement, l'amphiaster de *Branchiobdella* se distingue des amphiasters des autres animaux par ce fait que la répartition stellaire du protoplasme ne s'observe pas aux deux pôles du noyau ; elle n'intéresse que le pôle avoisinant la périphérie de l'œuf. Je n'ai jamais distingué des rayons de protoplasme au pôle opposé.

Le protoplasme accumulé au pôle périphérique de l'amphiaster consiste en une masse transparente et homogène (P). De minces ondes la traversent, sous forme de rayons. La portion du noyau qui siège dans ce protoplasme, y occupe une position excentrique.

L'examen des coupes appartenant au stade subséquent (fig. 3, pl. III) démontre que le noyau a quelque peu progressé vers la périphérie de l'œuf, de manière que le protoplasme qui circonscrit le pôle extérieur de l'amphiaster se montre à la surface du vitellus. Il ne s'étend pas en surface et conserve sa structure rayonnée. Depuis le stade précédent, les filaments bipolaires sont devenus plus courts. Ce raccourcissement s'accuse davantage encore au stade suivant (fig. 4, pl. III), où les deux pôles du noyau sont si rapprochés que les filaments bipolaires sont à peine perceptibles.

Celui qui observe toutes ces modifications du noyau de l'œuf de *Branchiobdella*, rien que d'après leur analogie avec certains phénomènes caractéristiques de la maturation des œufs de divers animaux, doit arriver à la conclusion qu'il s'agit ici de la formation des cellules polaires ou corpuscules de rebut. Les phénomènes sont tellement analogues avec ceux si bien décrits, par Oscar Hertwig, chez *Haemopis* et *Nephelis*, qu'on est en droit d'admettre qu'au stade subséquent aura lieu la séparation du protoplasme et d'une portion du noyau sous forme d'une cellule polaire. Pourtant, je n'ai point vu cette séparation, bien que j'aie coupé plusieurs dizaines d'œufs dans le but d'observer la formation des cellules polaires. Sans chercher à expliquer ma non réussite, et sans nier non plus l'existence des cellules polaires chez *Branchiobdella,* je me bornerai à faire remarquer que, dans les plus jeunes phases de la segmentation, alors que l'œuf est divisé en deux segments, je n'ai pu distinguer davantage, chez *Branchiobdella*, les cellules polaires plus ou moins longtemps reconnaissables chez les autres animaux, pendant la durée de la segmentation. En outre, j'en dois faire l'observation, sur presque toutes les coupes confectionnées par moi, la membrane vitelline est restée intacte; par conséquent, les cellules polaires ne pouvaient aucunement être expulsées au dehors.

L'œuf de *Branchiobdella* peut être classé parmi les objets sur lesquels les phénomènes de la fécondation sont très difficiles à observer. Sous ce rapport, les œufs de *Nephelis* et de *Haemopis* sont beaucoup plus favorables. Tout ce que j'ai réussi à observer sur des coupes m'autorise à conclure que les spermatozoaires doivent être expulsés en même temps que l'œuf, et se loger d'abord dans l'espace compris entre sa membrane vitelline et sa capsule. Il est peu probable qu'ils aient pu se loger entre le vitellus et la membrane vitelline, comme Hertwig l'a observé chez *Nephelis*, car, chez *Branchiobdella*, la membrane vitelline s'applique intimement à la surface du vitellus.

Dans les tout premiers stades de la maturation de l'œuf, ce dernier ne montre aucun vestige de la fécondation. Au stade représenté figure 3, planche III, alors que le noyau s'avance à la surface du vitellus, on reconnaît, à un des pôles de l'œuf, un noyau peu volumineux (fig. 3, *Pr. m.*); on peut le considérer très certainement comme étant le pronucléus mâle. Il avoisine la surface du vitellus, affecte une forme sphérique et possède des contours aussi nettement tracés que ceux de la vésicule germinative. De même que cette dernière, il renferme des nucléoles en suspension. Je n'ai point distingué d'aster autour du pronucléus mâle.

En ce qui concerne la copulation des deux pronucléus et la formation du premier noyau segmentaire, je n'ai pu me procurer des œufs correspondant à cette phase du développement.

II. — Segmentation.

La segmentation de *Branchiobdella* rappelle celle de quelques autres Hirudinées, notamment de *Nephelis,* mais elle en diffère par quelques particularités essentielles. Le premier sillon a une direction équatoriale et divise l'œuf en deux segments inégaux (fig. 5 *a* et *b*, pl. I). Chacun d'eux constitue un macromère. Au stade suivant (fig. 6, pl. I), le moins volumineux des segments est partagé, à son tour, par un sillon oblique, en deux globes inégaux (a' et a''). Le plus volumineux des macromères reste indivis.

Au stade suivant (fig. 7, planche I), on reconnaît déjà quatre segments, au lieu des trois gros segments primitifs. Bien que je n'aie pas observé l'apparition immédiate du quatrième segment, je suppose qu'il est produit par la division, en deux portions (b' et b''), du plus volumineux des segments primitifs (*b*). Je désignerai ces quatre blastomères sous la dénomination de macromères, afin de les distinguer des micromères qui apparaissent immédiatement après la division de l'œuf en quatre macromères.

Le début de la formation des micromères est déjà reconnaissable au stade représenté figure 7. Le plus volumineux des macromères (b') émet un prolongement (*m*) qui, d'après sa situation, correspond à l'endroit où siègera, plus tard, un micromère.

Il est évident que ce prolongement se sépare bientôt du macromère et forme le tout premier micromère. En effet, au stade subséquent (fig. 8, pl. I), on reconnaît déjà deux micromères (m, m') ; l'un occupe la place du prolongement dont il a été question plus haut et, par conséquent, doit dériver du macromère (b'). Le second siège en face du macromère (b'') et naît probablement à ses dépens. Quant aux deux autres macromères, chacun, à son tour, donne naissance à un micromère, de sorte qu'au stade représenté figure 9, l'œuf est composé de quatre macromères et de quatre micromères disposés dans un ordre typique, caractéristique pour les œufs des Planariées, des Hirudinées, des Turbellariées et des Mollusques.

Aussitôt après la formation des quatre micromères, débute le fractionnement des macromères. En premier lieu, c'est le macromère *b′* qui se divise, suivant sa longueur, en deux portions (fig. 10, *b′* et *b″*). Quant aux micromères, leur nombre reste invariable; mais au stade qui suit immédiatement celui dont il est question en ce moment, il augmente du double. Au stade représenté figure 11, l'œuf comprend six macromères et huit micromères. La distribution de ces derniers est moins régulière que celle des quatre micromères primitifs. Trois des micromères nouvellement formés sont logés dans les intervalles des micromères de la première génération; le quatrième est situé à côté, entre les micro- et les macromères. Je n'ai pu trancher la question de savoir si les quatre nouveaux micromères étaient produits par la division des micromères, ou bien par celle des macromères.

L'examen des coupes appartenant aux stades ultérieurs du développement permet de se convaincre que de jeunes micromères se forment aux dépens des macromères; aussi j'incline à supposer que le même mode de formation a eu lieu au stade considéré actuellement. A l'appui de mon hypothèse, je dois faire observer que, malgré l'apparition des nouveaux micromères, le volume des quatre micromères primitifs ne varie point; certes, cela ne pourrait avoir lieu si les jeunes micromères avaient été engendrés par les précédents.

L'accroissement du nombre des macromères — on en compte jusqu'à six — est dû au fractionnement du macromère (*b′*) qui se divise d'abord en deux portions.

Une particularité remarquable des stades que nous venons d'examiner, et qui n'a pas été signalée chez d'autres animaux, consiste dans l'asymétrie des blastomères. Cette asymétrie, déjà manifeste lors de la formation des deux macromères primaires (fig. 8), s'accuse encore davantage à l'apparition des quatre micromères de la seconde génération (fig. 11), alors que l'un d'eux ne se place pas suivant l'axe longitudinal de l'œuf, mais à côté de cet axe. Dans des stades plus avancés, la distribution asymétrique des blastomères devient encore plus nette; elle persiste jusqu'à l'achèvement de la segmentation ou jusqu'à l'apparition du sillon médullaire.

Le second fait, non moins remarquable, qui distingue la segmentation de *Branchiobdella*, consiste en une extrême variabilité, d'après les individus, de la distribution et de la forme des blastomères; on l'observe même dans les premiers stades de la segmentation. Plus tard, cette variabilité s'accuse davantage encore. Par exemple, lors de la division de l'œuf en quatre macromères, ceux-ci se disposent quelquefois, non en croix, comme cela est représenté fig. 7, mais d'une manière irrégulière. Cette distribution des macromères persiste dans les stades suivants; elle est reconnaissable, déjà au moment de l'apparition des quatre micromères primitifs (fig. 9). Plus tard, au moment de la formation des micromères de la seconde génération, ceux-ci ne s'interposent pas toujours entre les micromères de la première génération, mais constituent un groupe placé à côté de ces derniers, d'où un aspect asymétrique de l'œuf. En présence de semblables irrégularités, il serait tout naturel de supposer qu'il s'agit d'œufs anormaux, inaptes à se développer ultérieurement et destinés à périr. Il est extrêmement difficile de vérifier cette hypothèse par l'expérience, car, il est impossible de suivre graduellement, sur le même œuf, l'évolution de *Branchiobdella*. Pour une étude suivie on est obligé, pour ainsi dire, d'assortir les stades du développement et de les comparer entre eux. Or, si les œufs à segmentation irrégulière étaient, en réalité, condamnés à périr, eu égard à la fréquence de ce phénomène, on devrait rencontrer bien souvent des œufs renfermant des embryons morts, ce qui n'a guère lieu. Parmi des centaines d'œufs pondus sur les branchies de l'écrevisse, j'en ai rencontré deux ou trois, tout au plus, qui renfermaient des embryons en décomposition. Cela m'a conduit à supposer que la variabilité de la forme, du volume, de la disposition des blastomères, et même de la direction suivant laquelle ils se divisent, constitue un phénomène normal et non pathologique. A l'appui de mon hypothèse, je puis citer les observations analogues, sur le développement de *Polyxenia*, de Metschnikoff; il a découvert, dans la segmentation de cette méduse, des variabilités extrêmes, n'exerçant pourtant aucune influence sur son développement qui continue à se faire d'une façon normale.

La division des micromères marche plus rapidement que celle des macromères. Pour ce motif, l'œuf acquiert la forme caractéristique des œufs qui se développent par épibolie. Une face de l'œuf est occupée par les micromères. Au stade représenté figure 12, le nombre des micromères augmente jusqu'à quinze.

A cause des variabilités individuelles que je viens de signaler chez les œufs traversant à peu près les mêmes périodes du développement, il devient très difficile de s'orienter dans le but de réunir une série successive des divers stades de l'évolution. Il semble, au premier abord, qu'on devrait trouver, dans le nombre des macromères, un caractère permettant de préciser l'âge de l'œuf; en effet, lors des premiers stades du développement, les macromères se divisent régulièrement, et leur fractionnement répond à certaines phases du fractionnement des micromères. Mais, en observant certains stades de la segmentation sur des coupes, on se convainc que, bien souvent, les œufs à la surface desquels se voit un nombre plus limité de macromères et où les macromères eux-mêmes sont plus volumineux, sont plus âgés que ceux où le volume des macromères est moindre et leur nombre plus considérable. Cela démontre que, pour la comparaison des différents stades de la segmentation, il faut savoir profiter d'autres caractères, dont le plus sûr est fourni par le volume des micromères. Le fractionnement de ceux-ci est plus régulier que celui des macromères, de manière qu'en tenant compte de leur nombre et de leur volume, on parvient à préciser plus ou moins exactement l'âge de l'œuf. Le moyen le plus sûr d'arriver à ce résultat consiste incontestablement dans la confection des coupes; leur étude, jointe à celle de la forme externe de l'œuf, permet de se former une idée complète d'un stade donné de la segmentation. Aussi, dans le but d'arriver à une description plus exacte de diverses phases de ce processus, je ne m'arrêterai qu'aux stades dont j'ai étudié la forme externe sur un œuf entier, et la structure intime sur des coupes.

Les coupes appartenant aux premiers stades du développement n'ont pas une grande valeur. Elles ne nous apprennent rien qui ne soit déjà reconnaissable sur l'œuf examiné dans son ensemble. Pour ce motif, je me contente de figurer une coupe longitudinale, appartenant à peu près au stade 9, alors que l'œuf est composé de quatre micromères et de quatre macromères. La coupe a passé par deux micromères et par trois macromères (fig. 39). Les micromères adhèrent encore aux macromères, et le blastocèle n'est pas encore formé. Passant quelques stades qui ne diffèrent du précédent que par le nombre des blastomères, j'arrive immédiatement au stade 13. L'œuf se compose maintenant de 7 macromères et d'un nombre plus considérable de micromères qui occupent une portion peu considérable de la surface de l'œuf. Le volume des micromères s'est réduit depuis le stade précédent.

Le rapport des macromères et des micromères, sur la coupe représentée figure 40, reste le même que précédemment. Les micromères occupent un hémisphère de l'œuf, les macromères l'autre hémisphère. Indépendamment des blastomères primitifs, on voit apparaître, au fond de l'œuf, d'autres cellules qui constituent à la fois l'ébauche des cellules entodermiques et mésodermiques; pour ce motif, je les désignerai sous le nom de *cellules mésoentodermiques*. Leur origine n'est pas nettement reconnaissable sur la figure 40, mais elle s'explique par l'examen des stades suivants.

La figure 14 nous représente un stade de segmentation qui, d'après sa forme externe et surtout d'après le nombre des macromères, paraît être beaucoup plus âgé que celui représenté figure 13. Or, comme l'examen des coupes le démontre, l'évolution n'a guère progressé comparativement au stade précédent. L'œuf est divisé en un nombre plus considérable de macromères : on en compte jusqu'à quinze. Ils occupent tout un hémisphère de l'œuf et intéressent, en partie, l'autre hémisphère. Les micromères se portent plus en avant qu'au stade précédent, mais ne recouvrent pas toute la surface de l'œuf. Ils mesurent encore un volume considérable, sont contigus au macromères et affectent une forme prismatique. Les micromères marginaux sont plus volumineux que les médians (fig. 41). Entre les micro- et les macromères, se loge une cellule du mésoentoderme, complètement différenciée. L'un des macromères montre tous les traits caractéristiques de la division. Le noyau en est allongé et présente la forme d'un amphiaster qui se dirige vers la cellule mésoentodermique séparée. Seule, la direction du noyau est déjà un indice qu'à sa séparation, la cellule-fille devra se loger au fond de l'œuf, dans le voisinage immédiat de la cellule mésoentodermique. Au cours de l'évolution, cette hypothèse se justifie complètement. Dans le stade représenté figure 15, qui diffère très peu du précédent, le nombre des cellules en voie de séparation est insignifiant. Sur quelques coupes (fig. 42), on reconnaît d'autres macromères dont le noyau, en forme d'amphiaster, a la même direction que celle signalée pour le noyau d'un macromère au stade précédent. A quelques coupes de distance de celle représentée figurée 42, on distingue déjà, logées au-dessous des micromères, deux cellules qui représentent des cellules mésoentodermiques (fig. 42 *A*, *msen*). Entre celles-ci et les micromères, on voit apparaître un blastocèle spacieux (*Blc*), non encore reconnaissable sur les coupes précédentes; il n'est distinct que sur les coupes de la partie médiane de l'embryon.

Au stade actuel du développement, les micromères sont toujours prismatiques et d'un volume considérable, mais, parmi eux, se rencontrent quelques micromères excessivement petits. ce qui est l'indice d'une multiplication active, à ce stade.

Le stade de la segmentation représenté figure 16, est très voisin de celui que je viens de décrire. Les micromères occupent à peu près un hémisphère de l'œuf, les macromères sont disposés en deux rangées. Un pôle de l'œuf est occupé par un seul macromère impair, le pôle opposé par deux micromères. Nous allons profiter de cette différence pour nous orienter relativement à la direction des coupes. Les figures 43, 43 *A* et 43 *B* nous représentent trois coupes successives, à partir du pôle occupé par le macromère impair. J'ai indiqué sur la figure 16, par des lignes pointillées, à peu près tous les endroits par où ont passé les coupes. Sur la coupe 43, la plus voisine du pôle, l'œuf se constitue de deux macromères superposés. L'un d'eux est déjà enveloppé par une couche de micromères. Il est évident qu'au pôle de l'œuf, les micromères ne donnent pas naissance aux cellules mésoentodermiques; celles-ci ne sont reconnaissables qu'à deux coupes de distance de celle représentée figure 43. Ces cellules sont logées entre les micromères et les macromères (fig. 43 *A, msen*). Le blastocèle, très étroit à ce niveau, ne devient spacieux que dans la région médiane de l'œuf. Sur quelques-unes des coupes passant par le centre de l'œuf, un groupe de cellules mésoentodermiques est reconnaissable au-dessus des macromères. J'ai distingué deux groupes semblables. Tous les deux siègent au-dessus des deux paires de macromères médians (fig. 43 *A* et *B*); ils se ressemblent tellement, que je figure un des groupes seulement. Chacun des groupes est composé de trois cellules mésoentodermiques. On distingue, en outre, une cellule qui adhère aux micromères. Je n'ai pu trancher la question de savoir si cette cellule était dérivée des micromères, ou bien si, détachée du groupe commun, elle s'était avancée vers les micromères.

Ainsi, au stade représenté figure 16, le nombre des cellules mésoentodermiques s'accroît. Elles sont produites, à peu près par chaque paire de macromères; seulement elles ne forment pas encore une couche continue de cellules sur toute l'étendue de l'œuf, mais s'amassent en groupes dans quelques unes de ses régions.

La formation des cellules mésoentodermiques a notablement progressé au stade 17. Le nombre des macromères a diminué; ils se disposent toujours en deux rangées. Parmi les micromères, on reconnaît des cellules beaucoup plus volumineuses que les micromères mêmes, et beaucoup plus petites que les macromères. Evidemment, elles sont produites par la division de ces derniers, bien que leur volume égale à peu près celui des micromères. C'est une preuve évidente que les micromères, non seulement proviennent de la division de leurs congénères, mais encore peuvent dériver des macromères. On peut mieux s'en convaincre par l'examen des coupes d'embryons plus jeunes, sur lesquelles il est permis de suivre en détail la division du noyau. Une semblable coupe est représentée figure 46. On y reconnaît un des macromères en voie de division. Le micromère (*Mik'*) en est déjà séparé par étranglement, mais sa différenciation définitive n'est pas encore achevée; la cellule-fille est encore reliée au macromère.

Les figures 44-44 *D*, nous représentent une série successive de coupes qui correspondent aux lignes pointillées de la figure 17 *A*. Par l'étude comparée de ces coupes, on arrive à comprendre la texture de l'œuf, comme suit : le pôle de l'œuf, qui a servi de point de départ aux coupes, se constitue de gros macromères. Un faible groupe de micromères adhère à une face de ces cellules. Dans le voisinage de la région médiane de l'œuf, la couche des micromères s'élargit (fig. 44 *A*) et enveloppe la plus grande portion des macromères.

Sur la coupe suivante (fig. 44 *B*), encore plus voisine du centre de l'œuf, les micromères constituent une couche épaisse qui s'applique contre les macromères et se compose de cellules de volume différent. Les cellules profondes représentent des cellules mésoentodermiques, et les cellules superficielles des cellules ectodermiques. Ici la coupe a passé par le bord du blastocèle qui, en cet endroit, affecte la forme d'une petite cavité triangulaire. La coupe représentée figure 44 *C*, a traversé l'endroit où la formation des cellules mésoentodermiques est surtout active. Le blastocèle y est très spacieux et à peu près complètement envahi par des cellules mésoentodermiques. La formation de ces cellules aux dépens des macromères devient évidente par l'examen de la coupe suivante (fig. 44 *D*), où le nombre des cellules mésoentodermiques est réduit, et où s'opère probablement une division active de macromères.

Des deux macromères reconnaissables sur la coupe en question, il y en a un qui supporte une seule cellule mésoentodermique. Le second s'est transformé en une pile de cellules qui, sans aucun doute, se sont graduellement séparées de ce macromère. Leur volume seul démontre qu'une séparation graduelle a dû avoir lieu. La plus petite de ces cellules est en même temps la plus éloignée du macromère; c'est la plus ancienne des cellules-filles. En s'approchant du macromère, les cellules se dilatent peu à peu, de sorte que la cellule qui lui est contiguë a une largeur équivalant à la sienne. Cette répartition des cellules, mise en regard avec les preuves de la division des macromères aux stades précédents (fig. 42), démontre clairement que cette pile de cellules mésoentodermiques est le produit du fractionnement du macromère.

Sur les coupes suivantes, on peut constater que le blastocèle se réduit. En approchant du pôle de l'œuf, les micromères se multiplient plus activement et encombrent le blastocèle. A ce pôle ovulaire, les cellules ont des dimensions moindres qu'au pôle opposé, point de départ des coupes que nous venons d'examiner.

Quant à la forme du blastocèle, bien que l'on puisse se la figurer facilement par la combinaison des coupes transversales, il faut, pour en avoir une idée plus exacte, recourir aux coupes longitudinales. La figure 47 représente une semblable coupe d'un œuf en voie de segmentation et appartenant à peu près au stade représenté figure 17. On y constate que la distribution des macromères et des micromères est inégale. Un pôle de l'œuf est occupé par les micromères, le pôle opposé exclusivement par les macromères. A en juger d'après l'évolution ultérieure, le pôle occupé par les petites cellules représente le pôle antérieur de l'œuf, et le pôle opposé son pôle postérieur. La formation des cellules mésoentodermiques intéresse principalement le pôle postérieur de l'œuf; mais, au fur et à mesure de l'individualisation de nouvelles cellules, les anciennes sont refoulées d'arrière en avant. Pourtant on ne doit pas en conclure que la formation des cellules mésoentodermiques a lieu exclusivement au pôle postérieur de l'œuf. Comme la comparaison des coupes transversales nous l'a déjà démontré, les macromères donnent naissance à des cellules mésoentodermiques dans différents endroits du corps. Dans certaines régions, leur formation marche plus rapidement (fig. 44 *C*), dans d'autres plus lentement (fig. 44 *D*). Or, d'après de nombreuses comparaisons, j'ai lieu de supposer qu'elle s'opère plus rapidement au pôle postérieur de l'œuf, où débute probablement la formation de ces cellules.

A mesure de la formation des cellules mésoentodermiques, celles-ci finissent par remplir complètement le blastocèle. La figure 18 nous représente un stade de développement où cette cavité est notablement réduite. Quant aux modifications externes de l'œuf, reconnaissables à ce stade, elles consistent dans l'accroissement de la couche des micromères, qui s'étale jusqu'à la moitié du second hémisphère de l'œuf. La portion de l'œuf non encore enveloppée par elle, correspond à la région postérieure du futur embryon; cette région consiste en des macromères disposés en rangées parallèles. On reconnaît, sur les coupes transversales, que l'œuf a subi les modifications suivantes : A son pôle postérieur, deux macromères sont complètement enveloppés par les micromères (fig. 45 *A*). Ils correspondent probablement aux macromères qui, au stade précédent (fig. 44, 44 *A*), étaient logés dans la région postérieure de l'œuf. Deux coupes plus avant, on rencontre déjà des macromères placés à la périphérie de l'œuf; quelques micromères sont aussi reconnaissables parmi eux. Plus près du pôle antérieur de l'œuf (fig. 45 *B*), se voit le blastocèle quelque peu réduit, comparativement au stade précédent. Sa réduction est due, sans aucun doute, aux cellules mésoentodermiques qui le remplissent graduellement. Ces cellules diffèrent par la forme et le volume; elles constituent maintenant plusieurs assises; les macromères sont plus petits qu'au stade précédent. En approchant du pôle antérieur de l'œuf, le blastocèle se réduit de plus en plus. Souvent, sur des coupes, il affecte la forme de lacunes indépendantes, délimitées par des groupes de cellules mésoentodermiques. Enfin, à son pôle antérieur, l'œuf représente une masse cellulaire compacte, composée d'une couche superficielle de micromères et de la masse centrale des cellules mésoentodermiques.

Au stade suivant, les modifications les plus notables, reconnaissables à l'extérieur de l'œuf, consistent en ce que les macromères situés à l'hémisphère postérieur commencent à se grouper en deux rangées. La cause d'une distribution aussi régulière peut être attribuée à l'apparition de deux bandes de micromères qui, se logeant entre les macromères, partagent ceux-ci en deux rangées. Un stade semblable est représenté figure 19 et figure 19 *A*, de face et de profil. Toute la surface de l'œuf, à l'exception d'une portion peu considérable où siègent les rangées susdites de macromères, est occupée par les micromères. La forme de l'œuf est encore ovalaire. L'examen des coupes transversales (fig. 48, 48 *A*) appartenant à ce stade du développement, démontre que le blastocèle disparaît complètement, envahi qu'il est par les cellules mésoentodermiques. Les rangées de macromères ne sont pas séparées, dans toute leur étendue, par les bandes de micromères. Au pôle postérieur, ces rangées se réunissent entre elles (fig. 48). Dans le voisinage de la région médiane de l'œuf, elles s'écartent. Les cellules mésoentodermiques, de volume variable, ne diffèrent pas notablement des micromères. On rencontre, parmi elles, de grosses cellules dont le volume égale celui des micromères. A ce stade, il est encore impossible de distinguer les feuillets embryonnaires. On peut seulement désigner la couche superficielle sous le nom d'ectoderme, car, pendant toute la durée du développement, ce feuillet est représenté par une seule couche cellulaire. La masse cellulaire centrale doit être considérée comme représentant, à la fois, le mésoderme et l'entoderme; c'est pourquoi je la désigne sous le nom de mésoentoderme. Il est complètement impossible de tracer leurs limites réciproques, non seulement à ce stade, mais aussi dans des stades plus avancés.

La segmentation proprement-dite de *Branchiobdella* se termine avec le stade que nous venons d'examiner. Aux stades suivants, débutent des processus qui amènent la formation des organes externes et internes de l'embryon.

La segmentation de *Branchiobdella* se distingue par des particularités si caractéristiques, que je crois nécessaire, avant de passer à l'examen de l'évolution ultérieure de l'embryon, de m'arrêter sur ce processus et de le comparer à la segmentation des autres Hirudinées.

D'abord, la structure de l'œuf présente une différence essentielle, chez *Branchiobdella* d'un côté, *Clepsine* et *Nephelis* de l'autre. Cette différence se manifeste dans la position des pôles et des axes ovulaires, comparativement aux pôles et aux axes de l'embryon. Encore dès avant le début de la segmentation, Whitmann distingue, dans l'œuf de *Clepsine*, deux pôles : le pôle oral et le pôle aboral. Il suppose que l'axe qui réunit ces deux pôles correspond à l'axe longitudinal du corps de *Clepsine*. Le pôle oral de *Clepsine* est indiqué par une tache claire. Ici a lieu la formation des cellules polaires. Le premier sillon segmentaire apparaît aussi à ce pôle. Eu égard à ces indices, qui caractérisent le pôle oral de *Clepsine*, il est facile de trouver, dans l'œuf de *Branchiobdella*, le pôle qui lui correspond. Je l'ai fait observer plus haut, sur l'œuf de cette Hirudinée, se trouve une tache claire qui 1° par sa position correspond à l'amphiaster de rebut, et 2° est traversée par le premier sillon de segmentation. Tous les caractères de cette tache claire correspondent à ceux du pôle oral de *Clepsine*. En ce qui concerne sa situation par rapport à l'axe longitudinal d'un embryon et, par conséquent, d'une *Branchiobdella* adulte, elle est tout à fait opposée à celle de *Clepsine*. Cela démontre que la coïncidence de l'axe longitudinal de l'œuf de *Clepsine* avec l'axe longitudinal du corps de l'adulte est un phénomène accidentel, auquel il ne faut pas attribuer une valeur morphologique exceptionnelle; en effet, chez des espèces d'Hirudinées aussi rapprochées que le sont *Branchiobdella* et *Clepsine*, l'axe longitudinal de l'œuf coïncide tantôt avec l'axe longitudinal, tantôt avec l'axe transversal de l'adulte.

Passons maintenant à la segmentation : Autant les stades avancés de la segmentation diffèrent chez *Clepsine, Nephelis* et *Branchiobdella,* autant les jeunes stades s'y ressemblent. Chez ces trois espèces d'Hirudinées, le plan de la segmentation est le suivant : 1° En premier lieu, l'œuf se divise en deux macromères; 2° puis en trois macromères (*Nephelis,* d'après Robin); 3° en quatre macromères; 4° a lieu alors la formation du premier micromère et du second, aux dépens des macromères; 5° vient ensuite la formation des troisième et quatrième micromères. (D'après Robin, chez *Nephelis,* un des macromères produit à la fois deux micromères, tandis que l'un deux reste indivis.) A partir de ce stade, le plan de la segmentation est différent pour chacune des trois espèces. Chez *Clepsine,* un des macromères se divisant en deux portions, donne naissance à un neuroblaste et à un mésoblaste. Chez *Nephelis,* le macromère, d'abord resté indivis, se divise d'après le même mode. Les produits de cette division n'ont pas encore été bien étudiés. On sait seulement qu'une partie des cellules qui en dérivent se réunit aux cellules ectodermiques. Chez *Branchiobdella,* l'un des macromères se divise aussi en deux portions, et, d'après tout ce que j'ai pu observer, toutes les deux participent également à la formation des feuillets embryonnaires. Elles donnent naissance aux cellules mésoentodermiques et ne représentent point des ébauches spéciales ni du mésoderme, ni du système nerveux, comme c'est le cas chez *Clepsine.* Chez cette Hirudinée, la multiplication ultérieure des cellules porte exclusivement sur celles de l'ectoderme, les neuroblastes et les mésoblastes. Les cellules entodermiques dérivées des trois macromères, ne se fractionnent pas complètement; leur noyau et leur protoplasme seuls se divisent, et se montrent à la surface des macromères où ils persistent jusqu'à l'achèvement de l'évolution. Chez *Nephelis,* les macromères ne se multiplient pas non plus; ils se transforment, non en des cellules entodermiques, comme c'est le cas chez *Clepsine,* mais en des globes vitellins de Robin ou des " kolossale Zellen „ des auteurs allemands, qui n'interviennent point dans la formation de l'embryon. D'après Bütschli, l'ectoderme apparaît très tôt chez cette Hirudinée; il se forme par la multiplication des macromères. Chez *Branchiobdella*, les macromères se multiplient pendant toute la durée de la segmentation. Ils donnent naissance aux cellules de l'entoderme, aux cellules qui correspondent aux neuroblaste de *Clepsine* et, probablement aussi, à des cellules ectodermiques.

Les différences signalées dans la segmentation des trois espèces susdites sont un exemple instructif, qui met en lumière l'influence exercée par les diverses conditions sur le processus du développement. Si je ne réussis pas à expliquer l'énorme différence observée, chez ces espèces, touchant les modifications des macromères, je tâcherai du moins d'indiquer le lien qui existe entre ces modifications et les conditions différentes dans lesquelles se développent les œufs de ces Hirudinées.

Les faits mentionnés plus haut, relatifs à la segmentation et à la formation des feuillets embryonnaires, nous autorisent à admettre que les macromères sont employés, en partie, à la formation des neuroblastes et, en partie, à la formation des cellules mésoentodermiques. Chez différentes espèces d'Hirudinées, la plus grande partie des macromères est employée, tantôt à la formation des cellules mésodermiques ou entodermiques, tantôt à la formation des neuroblastes. Chez *Branchiobdella*, par exemple, les macromères participent également à la formation de toutes ces parties. Chez *Nephelis*, trois macromères se transforment exclusivement en des neuroblastes (globes vitellins de Robin " grosse Zellen „ des auteurs allemands). Un macromère seulement donne naissance aux cellules ectodermiques. Chez *Clepsine*, un seul macromère sert d'origine au neuroblaste et au mésoblaste primitifs; les trois macromères qui restent se transforment en entoderme (Bütschli).

A côté de ces dissemblances, on constate, chez les deux dernières espèces, que le moment de l'apparition de la cavité digestive diffère, pour chacune d'elles, comme diffèrent également les conditions de la nutrition de l'embryon. Chez *Nephelis*, l'archenteron apparaît très tôt. Sans aucun doute, les cellules entodermiques indépendantes qui le délimitent, doivent se former dès avant son apparition. Par conséquent, toute la masse de macromères peut être employée à la formation des neuroblastes.

Chez *Clepsine*, par contre, l'archenteron apparaît très tard, et les ébauches des neuroblastes sont reconnaissables dans de très jeunes stades. La plupart des macromères peuvent ainsi être employés à la formation de l'entoderme. Il ressort de là, que la transformation des macromères, tantôt en neuroblastes, tantôt en ectoderme, est en rapport avec l'aptitude plus ou moins précoce de l'embryon de pouvoir se nourrir d'une façon indépendante. Ce dernier cas dépend de la structure de l'œuf et des conditions de la nutrition de l'embryon.

On sait que, chez *Nephelis*, l'embryon est renfermé dans une substance gélatineuse. Tout son développement s'opère aux dépens de l'albumen muqueux qu'il absorbe. Comme l'absorption de cet albumen, chez les embryons de *Nephelis,* se fait directement et non par diffusion, l'archenteron apparaît de bonne heure.

Les œufs de *Clepsine* et de *Branchiobdella* ne sont point entourés d'une substance gélatineuse. Leur vitellus renferme une grande quantité de matières nutritives qui, au moment de la segmentation, se déposent, sous forme de deutolécyte, dans les blastomères. La nutrition des embryons se réduit à l'absorption du deutolécyte déposé dans les cellules de l'entoderme. Évidemment, avec un tel mode de nutrition, l'apparition précoce de l'archenteron n'est point nécessaire. Aussi apparaît-il très tard. Il existe une relation intime entre cette tardive apparition de l'archenteron et le mode de transformation des macromères qui, chez ces deux espèces, est complètement différent de celui de *Clepsine.*

Tout cela nous autorise à admettre que la différence dans la formation des feuillets embryonnaires de *Nephelis,* de *Clepsine* et de *Branchiobdella,* dépend des conditions biologiques sous l'influence desquelles s'opère le développement de ces

Hirudinées. Par conséquent, toutes les variabilités qu'on signale dans la formation des feuillets embryonnaires, ainsi que l'absence ou la présence du stade *gastrula*, doivent être expliquées par des cause cœnogénétiques.

III. — Modifications externes de l'embryon, à partir de l'achèvement de la segmentation jusqu'à l'éclosion.

Bien que, vers la fin de la segmentation, l'embryon de *Branchiobdella* conserve sa forme ovoïde, on peut déjà y distinguer deux régions : la région antérieure dont la surface externe est revêtue par de petites cellules, et la région postérieure comprenant deux rangées de macromères. Comme ceux-ci correspondent aux grosses cellules ou neuroblastes des autres Hirudinées, je les appelerai aussi grosses cellules. Les grosses cellules, graduellement refoulées d'avant en arrière, se groupent dans la région postérieure de l'œuf qui, pour ce motif, est notablement épaissie, comparativement à la région antérieure.

Après l'achèvement de la segmentation, l'embryon devient piriforme, ce que l'on reconnaît surtout sur les vues de profil (fig. 20, 21). La répartition des cellules situées à la surface de l'embryon est très caractéristique de ces deux stades du développement, ainsi que des stades subséquents; aussi mérite-t-elle une description détaillée.

Dans la région embryonnaire antérieure, de petites cellules, à surface convexe, tantôt arrondies, tantôt polyédriques se disposent assez irrégulièrement. Dans la région postérieure, de semblables cellules enveloppent la face opposée à celle occupée par les grosses cellules. Celles-ci (fig. 18, 19, 20, 23, 24, 25, 26 et 27, *gc.*) se disposent en deux rangées, chacune composée de quatre cellules. Ces bandes sont rapprochées entre elle en avant, et divergent en arrière. Entre les grosses cellules, s'intercalent, dans de jeunes stades, deux et, plus tard, plusieurs rangées de petites cellules polyédriques, déjà signalées pour les derniers stades de la segmentation. Elles se disposent suivant la longueur du corps.

Chacune des grosses cellules donne naissance à quelques rangées de cellules quadrilatères, allongées, qui correspondent aux parties latérales de l'embryon, et se dirigent, sous forme de lignes incurvées, vers sa région antérieure. Ces rangées cellulaires sont parallèles entre elles, comme cela se voit parfaitement sur les figures 20, 21, 24 et 25. Leur situation permet de supposer qu'elles interviennent dans la formation des bourrelets ou plaques médullaires.

Pour compléter ce qui précède, il faut que je mentionne encore une légère invagination, laquelle siège à la région antérieure de l'embryon, dans le voisinage des grosses cellules (fig. 21, 22, x). Cette invagination ne persiste pas longtemps; sa signification m'est restée complètement inexpliquée. A première vue, on pourrait la considérer comme représentant le blastopore, n'était sa situation sur la future face dorsale de l'embryon. Les coupes démontrent que l'invagination en question intéresse uniquement l'ectoderme et n'affecte aucun rapport avec l'entoderme.

Le fait essentiel, pendant les premiers stades qui suivent la formation du corps embryonnaire, consiste dans l'apparition du sillon nerveux et ses modifications ultérieures. Dans les premiers stades qui succèdent à la segmentation, toute la partie ventrale de l'embryon représente une surface uniforme. Mais, déjà aux stades représentés figures 21 et 21 *A*, si l'on examine l'embryon du côté opposé aux grosses cellules, on remarque que ses parties latérales sont plus convexes que sa partie médiane. Elles apparaissent sous forme de deux bourrelets. Leurs contours, prononcés dans la région antérieure de l'embryon, s'effacent dans le voisinage de sa région postérieure. Ces bourrelets (fig. 21 *A*, *Pm.*), rapprochés dans la région antérieure du corps, divergent en arrière, en délimitant de la sorte une plaque triangulaire qui s'élargit postérieurement (fig. 21 *A*, *gm.*). Je désignerai ces bourrelets sous le nom de *bourrelets médullaires,* et la plaque qu'ils délimitent sous celui de *gouttière médullaire.*

Dans les premiers stades de son développement, la gouttière médullaire mesure un volume considérable, les bourrelets qui la délimitent se trouvant alors plus écartés l'un de l'autre que plus tard; mais, étant peu profonde, ses limites sont moins nettement tracées que dans la suite du développement. Dans des stades plus avancés, les bourrelets médullaires se prolongent davantage en arrière; par suite de leur soulèvement en surface, leurs contours deviennent plus nets, et la gouttière médullaire paraît piriforme (fig. 23). En même temps que la gouttière et les bourrelets médullaires sont le siège des modifications susdites, la forme de l'embryon change notablement. Comme on l'a vu, aux stades précédents, la région postérieure de l'embryon était dilatée et sa région antérieure aplatie. Maintenant c'est l'inverse que l'on observe; en effet, la région antérieure s'accroît et proémine, sous forme d'un tubercule, au-dessus du niveau de la région postérieure; celle-ci, par contre, s'aplatit notablement (fig. 24). Cela est dû à la réduction des grosses cellules et à l'apparition de la gouttière médullaire.

Cette gouttière s'étend, sous forme d'une fente étroite, suivant l'axe longitudinal, dans la région antérieure du corps de l'embryon. Avant d'atteindre son extrémité, elle se bifurque (fig. 25). Cette bifurcation de la gouttière médullaire délimite, à l'extrémité antérieure du corps de l'embryon, une plaque qui, d'après sa situation, correspond au ganglion céphalique. Je l'appellerai, pour ce motif, *plaque sincipitale* (fig. 25 *A*, *Psc.*).

Au fur et à mesure de l'accroissement de la région embryonnaire antérieure, les grosses cellules sont refoulées vers l'extrémité postérieure de l'embryon. En même temps, par suite de leur fractionnement actif, elles se réduisent notablement. Au stade représenté figure 26, les grosses cellules ont déjà, pour siège, l'extrémité postérieure de l'œuf. Elles diffèrent notablement, par leur volume, des cellules voisines. Au stade de la figure 27, cette différence n'est plus si manifeste. Les grosses cellules, disposées près de l'extrémité de la gouttière médullaire, se confondent tellement avec les bourrelets médullaires, que leur paire postérieure constitue une portion de ces mêmes bourrelets.

A ces stades du développement, la gouttière médullaire se déprime et se rétrécit notablement; ses limites deviennent très nettes. Cet aspect de la gouttière médullaire précède sa future disparition qui, d'ailleurs, ne s'opère qu'à un stade beaucoup plus avancé.

La réduction de la gouttière médullaire débute par la région antérieure du corps et progresse d'avant en arrière. La dilatation de la gouttière médullaire persiste longtemps à l'extrémité postérieure de l'embryon. Dans certains cas, elle est parfois reconnaissable au moment de la formation des métamères; mais, le plus souvent, elle disparaît vers cette époque.

Les figures 29 et 29 *A* nous représentent l'embryon de face et de profil, à un stade du développement d'une grande valeur morphologique. Les vestiges du sillon médullaire persistent sous forme d'une invagination très étroite, toujours délimitée par une rangée bien distincte de cellules encore assez volumineuses. Ces cellules sont les restes des cellules signalées au stade de la figure 27. Sur la figure 29 *A*, on peut distinguer, sur l'extrémité embryonnaire postérieure, quatre rangées de cellules, délimitant la gouttière médullaire, bien que les grosses cellules ne soient plus reconnaissables. Chez l'embryon considéré en ce moment, on distingue déjà les faces ventrale et dorsale. La face ventrale est convexe, la face dorsale aplatie. Des deux côtés de la gouttière médullaire, la face ventrale s'épaissit, d'où résultent deux bandes pour lesquelles nous pouvons conserver l'ancienne dénomination de *bandelettes germinatives* “ Keimstreifen „. Elles sont formées principalement par des bandelettes mésodermiques, situées exactement en cet endroit. En arrière, les bandelettes germinatives se terminent par les rangées de cellules susnommées que je viens de décrire. En avant, elles passent insensiblement en l'épaississement de la région antérieure de l'embryon.

L'accroissement de l'extrémité antérieure de l'embryon ou du tubercule céphalique, apparu avant l'extrémité postérieure, marche plus rapidement que celui de cette dernière.

Par suite de l'extension de ces deux extrémités sur la face dorsale et de leur rapprochement graduel, la face dorsale se réduit et se creuse (fig. 30 *A*). Pour la première fois, à ce stade, on reconnaît les métamères à l'extérieur. Dans toute leur étendue, les bandelettes germinatives se divisent en deux rangées de métamères cubiques, dont les limites se distinguent à travers l'ectoderme (fig. 30 *B*). On peut se convaincre, par l'examen des coupes, que cette segmentation résulte de la division du mésoderme.

Au stade de la figure 30, le rapport entre les régions antérieure et postérieure de l'embryon est toujours le même, c'est-à-dire que le volume de la région antérieure l'emporte de beaucoup sur celui de la région postérieure. Mais, à partir de ce stade, l'accroissement de la région postérieure marche plus rapidement. Aussi égale-t-elle bientôt, par son volume, la région antérieure. L'embryon représenté figure 30 acquiert la forme d'un cylindre replié, dont les extrémités sont recourbées dans la direction de la future face dorsale de *Branchiobdella.*

Encore dès avant ce stade du développement, une cavité, située immédiatement sous l'ectoderme, s'était creusée à la face dorsale de l'embryon. Cette cavité, au début, seulement reconnaissable sur les coupes, s'était élargie de manière à devenir distincte sur le vivant (fig. 31). Elle ne persiste pas longtemps. Déjà au stade représenté figure 32, elle disparaît. Je n'ai pu me faire une idée bien nette de sa vraie signification. Je suis parvenu à constater, sur des coupes, qu'à l'extérieur elle est délimitée par l'ectoderme, à l'intérieur par l'entoderme. Elle résulte probablement de la délamination de l'ectoderme, à la face dorsale de l'embryon. Cette délamination peut être amenée par l'accroissement plus rapide de l'ectoderme comparativement à celui de l'entoderme, ce qui dépend de l'extrême allongement de l'embryon à ce stade et aux stades subséquents.

Du moment où les deux extrémités embryonnaires sont devenues d'égales dimensions, on reconnaît, dans l'œuf, les indices d'un processus très remarquable, caractéristique pour *Branchiobdella*, savoir le renversement de l'embryon.

Dans tous les stades dont nous venons de nous occuper, l'embryon était replié vers la face dorsale, de manière que sa face convexe représentait la face ventrale, et sa face creuse la face dorsale. Vers la fin du développement embryonnaire, ce rapport se modifie complètement. Bien que l'embryon affecte toujours la forme d'un *C*, ses extrémités antérieure et postérieure se replient vers la face ventrale. Le processus du renversement dure jusqu'à l'éclosion de l'embryon.

Le renversement débute, comme on peut le constater sur la figure 31, par une légère déviation des deux extrémités embryonnaires par rapport à l'axe longitudinal du corps. Une de ces extrémités se tourne à droite, l'autre à gauche. En s'accroissant, ces extrémités déviées prennent une forme plus compliquée. Elles ne sont plus opposées l'une à l'autre, mais passent l'une à côté de l'autre, et atteignent les pôles opposés de l'œuf (fig. 32, 33 et 33 *A*).

Lorsque le processus du renversement est à moitié accompli, les replis embryonnaires présentent les formes les plus singulières. Leurs extrémités (fig. 32, *T*, *vt*) sont interposées entre les replis de la région somatique de l'embryon. Il est très difficile de donner une description exacte de la forme que l'embryon affecte alors. Il est plus facile de s'en faire une idée par l'examen des figures 33, 33 *A* et 33 *B*, qui représentent l'embryon de différents côtés.

En 34, 34 *A* et en 35, sont figurés deux stades du développement qui, à en juger par les métamères devenus plus distincts, doivent être plus avancés que le stade représenté fig. 33. La forme de l'embryon replié est plus simple. Son corps, semble-t-il, se contracte quelque peu. Ses extrémités postérieure et antérieure se rapprochent. Les mêmes faits se constatent au stade représenté figure 37, qui diffère simplement du précédent parce que les segments du corps y sont définitivement formés.

L'embryon comprend maintenant dix segments, une partie antérieure ou céphalique et une ventouse. Au stade du développement examiné en dernier lieu, l'embryon s'était notablement rétracté. Cela se reconnaît à l'apparition d'un espace considérable entre lui et la membrane vitelline. C'est probablement par suite de cette rétraction que l'embryon affecte derechef sa forme primitive, celle d'un *C* (fig. 38), forme qu'il conserve jusqu'à son éclosion. L'embryon comprend dix larges anneaux très régulièrement séparés par neuf anneaux plus étroits, auxquels je donnerai le nom d'anneaux intercalaires. L'anneau intercalaire postérieur n'est pas encore complet; il s'applique immédiatement contre la ventouse. Les anneaux larges représentent les segments, les anneaux étroits, les limites entre les segments.

La portion céphalique de l'embryon apparaît sous forme d'un long anneau cylindrique, adhérant immédiatement aux lèvres qui délimitent la bouche. On verra, plus tard, que cet anneau représente plusieurs anneaux confondus entre eux.

Au cours du renversement, l'embryon devient de plus en plus transparent, ce qui est dû à l'apparition du cœlome. Grâce à cette transparence, on peut, à l'aide des coupes, se faire une idée bien nette de la nature du processus du renversement embryonnaire. L'examen des embryons vivants et des coupes démontre clairement que, pendant ce processus, l'embryon décrit un mouvement circulaire autour de son axe longitudinal, et que, pour ce motif, les parties de l'embryon d'abord situées sur sa face convexe, changent de position et viennent occuper sa face creuse, et vice versa. Par la situation du système nerveux dans les différents stades du renversement, on peut se convaincre que le mouvement de l'embryon se produit effectivement dans ce sens. Au début, le système nerveux est situé à la face convexe de l'embryon; au fur et à mesure du renversement, il se place latéralement, en s'avançant peu à peu vers la face creuse où on le trouve après l'achèvement du processus. Ce changement de situation résulte incontestablement du mouvement de tout l'embryon ou de quelques-unes de ses parties autour de son axe longitudinal.

Ce mouvement de rotation ne se produit pas simultanément dans toutes les parties de l'embryon. Il débute par sa portion médiane. Comme on peut le constater sur la figure 36, dans la portion antérieure de l'embryon, la chaîne ganglionnaire ventrale occupe encore la face externe de l'œuf, tandis que, dans ses autres régions, elle s'est déjà déplacée.

Cette rotation irrégulière des différentes parties de l'embryon explique, sans doute, les replis compliqués que montre l'embryon pendant toute la durée du renversement.

Comme le renversement de la portion médiane du corps ne s'opère pas à la fois sur toute l'étendue de l'embryon, il arrive qu'au moment où une portion du corps se renverse, les parties voisines se déplacent en même temps; l'embryon est mis ainsi à l'abri de la torsion.

Pendant toute la durée du renversement, l'embryon n'est pas encore apte de se mouvoir librement. Ses mouvements libres débutent à partir du stade représenté figure 38, alors que le renversement est déjà opéré. Ainsi, ce processus se produit passivement. Quant aux causes qui l'amènent, l'extrême accroissement de l'embryon de *Branchiobdella* qui l'accompagne doit être l'une des principales. Cela se constate nettement, déjà au début du processus, lequel coïncide avec le début de l'accroissement en longueur de l'embryon. Vers l'époque où le renversement s'achève, l'embryon devient beaucoup plus mince qu'il n'était à l'origine et pendant la durée du phénomène. Cet amincissement est dû à la résorption du matériel nutritif. Les éléments histologiques d'un embryon prêt à éclore sont plus ténus que ceux d'un embryon en voie de renversement. Cette réduction de l'embryon qui s'observe vers la fin du développement, explique pourquoi un embryon prêt à éclore reprend, dans l'œuf, sa position première, et affecte de nouveau la forme d'un *C*, sous laquelle il se présentait avant le début du renversement.

IV. — Formation des feuillets embryonnaires et développement des organes internes.

Comme nous l'avons déjà démontré en décrivant la segmentation de *Branchiobdella,* même aux derniers stades de ce processus, on ne distingue que deux feuillets embryonnaires, savoir, l'ectoderme et le mésoentoderme; de plus, ces feuillets sont seulement appréciables par leurs modifications ultérieures, et non par la différence des éléments qui les composent.

L'ectoderme est représenté par des micromères, dérivés en partie des quatre micromères primaires, et en partie des macromères. A l'extrémité postérieure de l'embryon, il est délimité par deux rangées de grosses cellules qui, eu égard à leurs modifications ultérieures, doivent être considérées comme des cellules ectodermiques.

Le mésoentoderme est représenté par des cellules de forme et de volume différents. Ces cellules sont les produits de la division des macromères. Elles constituent la masse interne de l'embryon. Quant à la différence du volume des cellules mésoentodermiques, il est à remarquer qu'on trouve, à la région postérieure de l'embryon, des cellules beaucoup plus grosses qu'à la région antérieure. La même distribution cellulaire s'observe pendant tous les jeunes stades du développement, à peu près jusqu'au stade 26.

Je viens de dire que les feuillets embryonnaires ne peuvent être distingués, si l'on ne tient compte de leurs modifications ultérieures. Comme l'observation des stades ultérieurs le démontre, pendant toute l'évolution, l'ectoderme ne consiste qu'en une seule couche cellulaire. Je puis donc, à bon droit, même dans des stades très jeunes (fig. 49, 50, 51, 53), désigner la couche superficielle de cellules, sous le nom d'ectoderme. Toute la masse centrale des cellules peut être considérée comme représentant les ébauches communes du mésoderme et de l'entoderme.

Il n'existe aucune limite entre les feuillets embryonnaires dans les premiers stades du développement (fig. 49, 50, 53).

On distingue simplement des cellules superficielles et des cellules profondes.

La plupart des cellules ectodermiques, de forme et de volume variables, sont atténuées là où elles adhèrent aux cellules mésoentodermiques (fig. 50). Elles ne constituent pas une couche de cellules uniforme, contiguë au mésoderme, comme cela s'observe dans des stades plus avancés. Toutefois, sur quelques coupes, la couche des cellules ectodermiques paraît plus uniforme (fig. 49), mais toujours on rencontre, dans une semblable couche, beaucoup de cellules à extrémités atténuées, et non plates, ce qui détruit l'uniformité de la limite entre l'ectoderme et le mésoentoderme.

Les figures 49 et 50 représentent deux coupes longitudinales appartenant à deux stades à peu près successifs, et qui correspondent sensiblement au stade de la figure 20. Ce stade est caractérisé par la présence de deux rangées de grosses cellules et par l'absence de la gouttière médullaire. C'est le stade qui fait immédiatement suite à la segmentation. La coupe représentée figure 49 n'a pas passé par le centre de l'embryon; pour ce motif, les petites cellules interposées entre les grosses n'y sont point apparentes. Ces cellules, ainsi que l'invagination centrale mentionnée à propos de la description de la forme externe de l'embryon aux stades 18, 19, 20 et 22, sont représentées figure 50. Bien que les deux stades considérés actuellement soient voisins l'un à l'autre, à en juger d'après le volume plus considérable des cellules mésoentodermiques, la coupe figurée en 49 doit appartenir à un œuf plus jeune que celui dont provient la coupe représentée figure 50. Les cellules ectodermiques ne diffèrent guère de celles du stade considéré plus haut. Quant aux éléments constituants du mésoentoderme, leur forme et leur volume varient. Sur des coupes longitudinales, quelques-unes de ses cellules sont disposées en rangées; comme on l'a vu lors de la description de la segmentation, ces rangées ont pour point de départ les macromères, et proviennent maintenant des grosses cellules qui ne sont que les restes des macromères. Sur la coupe représentée figure 49, une semblable rangée de cellules peut être suivie, à partir d'un des macromères jusqu'à l'extrémité antérieure de l'embryon; sur celle représentée figure 50, cette rangée de cellules est beaucoup plus courte. La situation et la forme différentes de ces rangées cellulaires feraient supposer qu'elles constituent l'ébauche de l'entoderme, tandis que les cellules avoisinantes représentent l'ébauche du mésoderme; la différenciation de ces deux feuillets aurait lieu ainsi aussitôt après la segmentation. Or, cette hypothèse ne se justifie point, car, sur les coupes transversales, on ne découvre aucune limite entre les groupes des cellules disposées en rangées et le reste des cellules méso-entodermiques, en d'autres termes, entre le mésoderme et l'entoderme. En outre, le rapport existant entre le nombre de ces cellules ne vient, non plus, confirmer cette hypothèse; en effet, si elle était admise, le mésoderme serait alors plus considérable que l'entoderme, ce qui ne s'observe pas dans des stades plus avancés.

L'examen des coupes transversales faites aux différents stades du développement, démontre que la différenciation de la couche mésoentodermique en mésoderme et en entoderme a lieu après l'apparition du sillon médullaire. Je ne donne ni la description, ni la figure des coupes transversales appartenant au stade représenté figure 20, car elles sont très uniformes et ne se distinguent guère des coupes appartenant au dernier stade de la segmentation (fig. 48), qui ont été décrites plus haut.

Les figures 53, 53 *A* et 53 *B* représentent trois coupes transversales appartenant au stade où, pour la première fois, apparaît le sillon médullaire (fig. 21, 21 *A*). La structure de l'embryon conserve, à ce stade, quelques particularités distinctives signalées à propos de la segmentation. La région postérieure de l'embryon se compose de cellules volumineuses (fig. 53). Non seulement les grosses cellules, mais, sans exception, toutes les cellules de l'ectoderme, occupant cette région, sont d'un volume plus considérable que les cellules de la portion médiane. Sur la coupe plus voisine du centre de l'embryon (fig. 53 *A*), les cellules de l'ectoderme deviennent plus petites et n'occupent qu'une étendue insignifiante de la surface de l'œuf. La plus grande masse de celui-ci consiste toujours en des cellules volumineuses, parmi lesquelles on reconnaît de grosses cellules et d'autres plus petites. Le volume des cellules du mésoentoderme varie également. Sous les petites cellules ectodermiques, sont disposées de petites cellules mésoentodermiques. Sous les grosses cellules, se trouvent d'énormes cellules mésoentodermiques. On en compte de deux à trois.

Les deux coupes postérieures ont traversé l'extrémité élargie du sillon nerveux, dans l'endroit même où celui-ci n'est plus délimité par les bourrelets ventraux. La direction de toutes ces coupes est indiquée sur la figure 21 *A*. La troisième coupe (fig. 53 *B*) a passé par le milieu de l'embryon, à travers la gouttière médullaire et les bourrelets ventraux. La forme de ces derniers est très nette sur cette coupe. Ils y apparaissent sous forme de deux saillies marginales situées suivant la longueur du corps (fig. 53 *B*). A ce stade, ils ne sont pas formés exclusivement par l'ectoderme, comme les bourrelets ventraux des autres annélides, et comme cela s'observe dans des stades plus avancés ; le mésoentoderme intervient aussi dans leur formation. L'ectoderme des bourrelets ventraux ne se distingue, ni par la forme, ni par le volume des cellules mésoentodermiques. Le mésoentoderme (*Msen*) consiste en un amas de cellules polyédriques, constituant la masse interne de l'embryon. On remarque une différence dans le volume des éléments de cette couche, mais les cellules volumineuses et les cellules petites sont entremêlées ; toutefois la différence dans le volume des cellules n'est point un indice du début de la différenciation du mésoderme ou de l'entoderme. Cette différenciation ne commence qu'au stade 27, alors que la gouttière médullaire est notablement rétrécie. La figure 50 représente une coupe transversale de la portion médiane de l'embryon de *Branchiobdella*, appartenant au stade en question (fig. 27).

Maintenant, l'ectoderme est beaucoup plus épais à la face ventrale de l'embryon qu'à sa face dorsale. La limite entre ces deux faces est nettement tranchée (fig. 54). La gouttière médullaire est assez développée. Les bourrelets ventraux consistent encore en une mince couche ectodermique, formée par une seule assise cellulaire. Conformément à la limite qui existe entre l'ectoderme ventral et l'ectoderme dorsal, le méso-entoderme se sépare en la portion ventrale représentant le mésoderme, et en la portion dorsale constituant l'entoderme. La limite entre les deux portions est bien nette. Sur la coupe, elle représente une ligne courbe qui, à partir de la limite entre les deux parties de l'ectoderme, se dirige vers la face ventrale, en divisant le mésoderme en deux masses cellulaires symétriques (*Bdms, En*), situées des deux côtés de la gouttière, et reliées entre elles par des rangées de cellules exactement sous-jacentes à la gouttière médullaire. Les parties latérales du mésoderme constituent les bandelettes mésodermiques (*Bdms*). La portion médiane peut être appelée plaque axiale mésodermique. Elle ne joue aucun rôle essentiel dans les modifications ultérieures de l'embryon.

Avant de passer à la description du développement ultérieur des organes déjà ébauchés, je donnerai celle de deux stades qui nous aideront à nous orienter relativement à la situation de différents organes. Ces deux stades correspondent à l'évolution de la région embryonnaire antérieure et à la disparition des grosses cellules. Les embryons de ces stades, représentés figures 25 et 26, ont servi à la confection des coupes rendues par les figures 51 et 52.

La coupe représentée figure 51 correspond au stade où la portion antérieure de l'embryon s'est atténuée; les grosses cellules sont refoulées en arrière; par contre, la portion antérieure proémine, sous forme d'un tubercule sphérique, au-dessus du niveau de la surface de l'embryon. Les grosses cellules occupent encore une portion considérable de la surface externe de l'embryon. La coupe a passé par deux grosses cellules marginales; à côté de celles-ci, se voit une rangée de petites cellules, interposées entre les grosses, dont deux, en voie de division, sont situées en-dessous de la rangée en question.

En comparant ce stade à ceux représentés figures 50 et 49, on constate facilement que ces cellules sont un reste des deux grosses cellules mésoentodermiques qui se voyaient à la région postérieure de l'embryon. Quant à la région embryonnaire antérieure, on n'y découvre aucun indice de différenciation des feuillets embryonnaires, différenciation que l'on constate à des stades plus avancés. L'ectoderme est représenté par une couche cellulaire uniforme. Sur des coupes longitudinales, on ne distingue aucune limite entre le mésoderme et l'entoderme.

L'observation d'œufs entiers permet de se convaincre que les grosses cellules subissent, peu à peu, une évolution régressive. Il suffit de comparer entre elles les figures 22, 24, 25, 26 et 27, pour constater que ces cellules se réduisent graduellement, en se portant vers l'extrémité postérieure du corps. Toutefois, l'examen d'œufs entiers ne permet pas, à lui seul, de se prononcer sur le sort ultérieur de ces cellules, de décider si elles font partie de l'ectoderme, ou bien si elles sont graduellement enveloppées par les cellules ectodermiques et refoulées à l'intérieur du corps. Cette question peut seulement être tranchée par l'observation des coupes longitudinales, dont l'une, correspondant à un stade intermédiaire entre ceux représentés figures 26 et 27, est rendue figure 52.

Les grosses cellules (*Gc*, fig. 52) se disposent, sous forme d'un plateau, à l'extrémité postérieure du corps. On remarque une notable différence entre leur volume actuel et celui qu'elles présentent au stade représenté figure 51. Là, elles proéminent notablement au-dessus du niveau de la surface de l'embryon, tandis qu'au stade représenté figure 52, leur volume diffère à peine de celui des autres cellules ectodermiques. Leur réduction résulte incontestablement de leur division graduelle, déjà appréciable au stade précédent. Les produits de cette division sont probablement employés à la formation des cellules, disposées en rangées, qui délimitent la gouttière médullaire. Comme le nombre de ces cellules augmente graduellement, les rangées cellulaires s'accroissent en longueur d'arrière en avant; les grosses cellules situées à l'extrémité postérieure de chaque rangée, doivent être ainsi refoulées en arrière. En même temps, leur rapport avec la gouttière médullaire ne varie point; elles représentent toujours sa limite postérieure. Comme, à ce stade, la différence entre les grosses cellules et les autres cellules de l'ectoderme est presque nulle, et comme les premières ne sont plus reconnaissables dans des stades plus âgés, il est tout naturel d'admettre qu'à la fin elles égalent, par leur volume, les cellules ectodermiques et disparaissent dans la masse de ces dernières.

Indépendamment de la réduction des grosses cellules, l'apparition de l'ébauche du ganglion céphalique et la situation de la portion antérieure de l'entoderme donnent, à ce stade, un intérêt tout particulier. L'ectoderme qui s'est épaissi, sur toute l'étendue de la face ventrale de l'embryon, pour donner naissance aux bourrelets ventraux ou aux plaques médullaires (*Plm,* fig. 52), s'amincit vers l'extrémité antérieure de l'embryon.

Au sommet du tubercule céphalique, l'ectoderme s'épaissit de nouveau, formé qu'il est par plusieurs couches cellulaires. Cet épaississement, qui affecte la forme d'une plaque, constitue l'ébauche du ganglion céphalique, et peut être désigné sous la dénomination de *plaque sincipitale.* L'entoderme remplit tout l'espace délimité par l'ectoderme, et, dans l'endroit où les plaques médullaires sont amincies, il proémine sous forme d'une légère saillie située en-dessous de la plaque sincipitale. A ce stade, cette proéminence (*Oes*), est encore très peu marquée, mais, à en juger d'après sa situation et son développement ultérieur, elle constitue l'ébauche de l'œsophage, et son sommet correspond à la future ouverture buccale.

La situation de la plaque sincipitale et de l'ébauche de l'œsophage permet de s'orienter relativement aux faces dorsale et ventrale de l'embryon. L'ouverture buccale représente l'extrémité antérieure de l'animal. La surface occupée par les plaques médullaires constitue la face embryonnaire ventrale (fig. 52), la surface opposée représente la face dorsale. Par conséquent, la plaque sincipitale a pour siège la région antérieure de la face dorsale. Dans des stades plus âgés, pendant l'évolution ultérieure de la portion embryonnaire antérieure, l'extrémité œsophagienne occupe, en effet, l'extrémité antérieure du corps qui est cylindrique ; la plaque sincipitale se replie et se place vis-à-vis des plaques médullaires.

V. — Développement du système nerveux.

Comme déjà je l'ai fait observer, bientôt après la segmentation, on voit apparaître, chez *Branchiobdella*, un large sillon délimité par deux bourrelets. J'ai désigné ce sillon sous le nom de sillon médullaire, et les deux bourrelets sous celui de bourrelets ventraux. Le sillon médullaire se rétrécit graduellement, parce que les bourrelets ventraux se déplacent, en s'avançant des parties latérales vers la face ventrale de l'embryon. Leur limite antérieure s'étend jusqu'à l'ébauche de l'œsophage. Sur des embryons conservés, on peut constater que, dans le voisinage de l'extrémité embryonnaire antérieure, les bourrelets ventraux divergent quelque peu latéralement d'où résulte, pour cette partie de la gouttière médullaire, l'aspect d'un *Y*. Pour autant que le permet la comparaison des coupes transversales avec les résultats obtenus par l'observation de l'œuf entier, on peut très probablement admettre que l'endroit où débute la bifurcation de la gouttière médullaire correspond à l'ouverture buccale (fig. 25, *A*, *O*), et que la plaque délimitée par les deux branches de bifurcation représente la plaque sincipitale (fig. 25, *A*, *Psc*).

Le système nerveux de *Branchiobdella* apparaît sous forme de deux ébauches, savoir : 1° les bourrelets ventraux que j'appelerai, dès à présent, plaques médullaires, vu qu'ils correspondent aux plaques médullaires des autres Annélides; ces plaques donnent naissance à la chaîne ganglionnaire ventrale; 2° la plaque sincipitale; elle est employée à la formation des ganglions céphaliques.

Commençons par l'examen de la chaîne ganglionnaire ventrale.

La chaîne ganglionnaire ventrale a pour origine les plaques médullaires. Dans les premiers moments qui suivent le déplacement des bourrelets ventraux sur la face ventrale (fig. 27, 54), les plaques médullaires consistent en une seule assise de cellules ectodermiques, dont le volume correspond sensiblement à celui des cellules ectodermiques situées à la face ventrale. Au stade suivant (fig. 28, 55), les plaques médullaires s'épaississent quelque peu, ce qui est dû à l'accroissement, non à la division de leurs cellules.

Un progrès notable dans l'évolution de l'ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale se constate au stade 29, alors que la gouttière médullaire affecte la forme d'une fente excessivement étroite. Sur la coupe transversale représentée figure 56, se voit un fort épaississement de l'ectoderme, correspondant à la partie axiale de l'embryon, et formé par deux ou trois assises cellulaires qui passent insensiblement en l'ectoderme de la face ventrale, représenté, comme partout ailleurs, par une seule rangée de cellules. L'épaississement axial sous-jacent à la gouttière médullaire constitue l'ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale, Il dérive probablement de la réunion des plaques médullaires.

Le stade représenté figure 30 correspond à une phase extrêmement importante de l'évolution du système nerveux. Extérieurement, tout le système nerveux de *Branchiobdella* apparaît sous forme d'une gouttière encore excessivement étroite (fig. 30 *B. g m*). A ce stade, l'ébauche du système nerveux, vue sur une coupe (fig. 57), offre une extrême ressemblance avec l'ébauche du système nerveux des vertébrés. Comparativement au stade précédent, la gouttière se rétrécit et s'approfondit davantage. L'ébauche médullaire se relie immédiatement à l'ectoderme, dont aucune limite ne la sépare. Les cellules médullaires sont complètement semblables aux cellules ectodermiques. Sous ce rapport, l'ébauche médullaire ne se distingue guère de celle du stade précédent. Pour le moment, la seule différence consiste dans l'apparition, à l'intérieur de l'ébauche, d'une cavité; elle se transforme ainsi en un tube qui, par son aspect, est en tous points semblable au tube médullaire des vertébrés. La cavité de l'ébauche médullaire correspond au canal central des vertébrés, et ses parois correspondent aux parois du tube médullaire.

Par sa forme et son mode de formation, le tube médullaire de *Branchiobdella* est surtout semblable au tube médullaire des Cyclostomes et des Poissons osseux. Chez ces animaux, le canal médullaire central n'est pas produit par des replis des plaques médullaires, se réunissant au-dessus de la gouttière médullaire, mais résulte de la vacualisation de l'épaississement axial. L'évolution du canal central de *Branchiobdella* est absolument semblable. Jusqu'au stade dont nous nous occupons en ce moment, c'est-à-dire pendant toute la durée de la première période du développement jusqu'à l'époque de la formation du canal central, l'évolution du système nerveux de *Branchiobdella* présente une ressemblance frappante avec le développement de la moëlle épinière des vertébrés. Dans les stades ultérieurs de l'évolution du système nerveux de *Branchiobdella* ainsi que des vertébrés, a lieu la séparation de ce système d'avec l'ectoderme. A partir de ce moment, le développement du système nerveux diffère essentiellement, chez *Branchiobdella*, de l'évolution de la moëlle épinière des vertébrés, comme on va le voir par la description des stades ultérieurs.

La séparation de la chaîne ganglionnaire ventrale de l'ectoderme débute au stade représenté figure 31. Une coupe à travers le corps d'un embryon de ce stade est reproduite figure 59. L'ébauche du système nerveux est devenue notablement plus épaisse. Cet épaississement marche de pair avec l'accroissement de l'ectoderme (*C c*), surtout dans les parties qui délimitent la chaîne ganglionnaire ventrale. La couche de l'ectoderme, située au-dessus de la chaîne ganglionnaire ventrale et contiguë à cette chaîne, a des limites bien tranchées. Elle consiste en une seule rangée de cellules assez aplaties.

On distingue aussi des limites assez nettes entre la chaîne ganglionnaire ventrale et les épaississements latéraux de l'ectoderme. L'ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale se trouve ainsi, de tous côtés, nettement délimitée par rapport à l'ectoderme; mais, bien que ses limites soient très nettes, elle s'applique encore fortement contre ce feuillet. Supérieurement, le canal central est recouvert par la couche ectodermique, de sorte qu'à cette période du développement, l'ébauche du système nerveux ne représente plus un tube, mais une gouttière dont les bords s'appliquent immédiatement contre la surface interne de l'ectoderme. Le canal central ne figure plus un canal renfermé au centre du système nerveux, mais un espace séparant ce système de l'ectoderme.

La séparation définitive du système nerveux a lieu dans le premier temps du renversement de l'embryon. La figure 60 représente une coupe à travers le corps de l'embryon, à un stade intermédiaire entre ceux rendus par les figures 32 et 33, et qui succède à la séparation de la chaîne ganglionnaire ventrale. Il est facile de se figurer le mode suivant lequel a lieu la séparation définitive, d'après ce qu'on a pu observer au stade précédent; là le système nerveux est devenu indépendant dans sa partie axiale, et il ne manque à son individualisation complète que de se séparer de l'ectoderme dans ses parties latérales, ce qui a lieu, en effet, au stade auquel appartient la coupe représentée figure 60. Sur cette coupe, la chaîne ganglionnaire ventrale a l'aspect d'un corps ovalaire formé de cellules polyédriques. Sa partie axiale est plus étroite que les parties latérales; elle affecte ainsi une forme symétrique. En même temps, sa portion axiale est plus distante de l'ectoderme que ses parties latérales, ce qui s'explique tout naturellement, la portion axiale correspondant, par sa situation, au canal central (fig. 60).

Bientôt après sa séparation définitive, la chaîne ganglionnaire ventrale est refoulée, dans le cœlome, par la couche somatique du mésoderme qui vient s'interposer entre elle et l'ectoderme. L'accroissement du mésoderme a lieu vers la fin du développement embryonnaire. Chez des *Branchiobdella* prêtes à éclore, le système nerveux est situé au fond du cœlome (fig. 64, *Chv*). A partir de ce stade, s'opère sa différenciation qui, de même que chez tous les Annélides, consiste en la division de son ébauche en couche externe cellulaire, et en couche interne ou substance ponctuée. Avec ce processus, se termine la différenciation histologique de la chaîne ganglionnaire ventrale. Il nous reste à considérer sa différenciation morphologique en ganglions.

Le début de la formation des ganglions de la chaîne ganglionnaire ventrale semble être très précoce, et correspondre aux stades voisins à celui représenté figure 29, alors que l'ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale est encore reliée à l'ectoderme. Sur des coupes longitudinales d'embryons de ces stades (fig. 59), l'on voit le canal central élargi en quelques endroits (fig. 59, *Cc.*). Ces élargissements se distinguent sur des coupes longitudinales qui passent par le centre de la chaîne ganglionnaire ventrale. Ils sont reconnaissables sur toute son étendue, à l'exception de la région postérieure, où la chaîne ganglionnaire ventrale représente un tube continu. Je ne puis affirmer si ces élargissements du canal central doivent être considérés comme le début de la différenciation des ganglions; mais cette hypothèse me semble assez probable : 1° Parce que, d'après leur situation, ces élargissements correspondent aux limites des ganglions futurs, et 2° parce que, dans des stades plus avancés, alors que les ganglions sont complètement différenciés, on peut nettement distinguer, sur des coupes horizontales, les élargissements du canal central (fig. 72, *Cc*) situés entre les ganglions. Aux premières phases de leur différenciation, les ganglions de la chaîne ganglionnaire ventrale sont très rapprochés entre eux, de sorte que, sur des coupes qui n'ont pas passé par le canal central, les ganglions sont séparés par des limites à peine appréciables (fig. 66). Sur de semblables coupes, leurs limites sont si peu nettes qu'il est très difficile de compter le nombre des ganglions. Par contre, sur des coupes passant par l'axe de la chaîne ganglionnaire ventrale, on remarque, dans les jeunes stades, et aussi dans des stades comparativement plus âgés, les élargissements et les rétrécissements du canal médian, qui sont autant d'indices du début de la formation des ganglions (fig. 61, *A*).

Les ganglions de la chaîne ganglionnaire ventrale ne deviennent complètement distincts que lors de l'apparition du cœlome et de la bouche (fig. 69, 69 *A*). Jusqu'à ce moment, même au stade immédiatement antérieur à celui représenté figure 69, bien que les futures limites des ganglions soient déjà indiquées, les sillons externes qui, plus tard, divisent les ganglions, ne sont pas encore reconnaissables; la chaîne ganglionnaire ventrale y affecte la forme d'un tronc cylindrique, encore uniforme dans toute son étendue (fig. 68 *A*). La division de la chaîne ganglionnaire ventrale en ganglions à lieu uniformément dans toute l'étendue du tronc médullaire. Les ganglions sont régulièrement espacés.

Aux stades ultérieurs (fig. 73), alors que la chaîne ganglionnaire ventrale devient moniliforme, les ganglions antérieurs et postérieurs diffèrent des ganglions médians. Les quatre ganglions antérieurs sont réunis entre eux par de courtes commissures, et constituent un groupe séparé qui, au cours du développement, se transforme en ganglions sous-œsophagiens (fig. 73, *gsœs*). Le dernier d'entre eux se relie, par une longue commissure, aux ganglions médians (fig. 73). La même réunion de la chaîne ganglionnaire ventrale s'observe dans la région postérieure du corps, où plusieurs ganglions postérieurs sont aussi très rapprochés, car les commissures qui les réunissent sont très courtes (fig. 71). Ces ganglions représentent la portion caudale de la chaîne ganglionnaire ventrale d'un embryon de *Branchiobdella*. Chez l'adulte, cette portion diffère aussi de la portion médiane.

Le rapprochement des ganglions postérieurs et antérieurs dépend entièrement du faible développement des métamères dans ces régions du corps. Les métamères antérieurs ou céphaliques sont si faiblement développés, qu'extérieurement on les distingue à peine. Ils ne sont reconnaissables que sur les coupes, grâce à la présence des cloisons qui se développent régulièrement dans la partie céphalique et aussi dans la région du corps. Les métamères postérieurs, donnant naissance à la ventouse, sont plus petits et plus rapprochés entre eux que les métamères antérieurs. Ils correspondent aux ganglions postérieurs de la chaîne ganglionnaire ventrale ; ces derniers, on l'a déjà vu, sont aussi très rapprochés entre eux.

Comme je l'ai fait observer plus haut, dans les jeunes stades du développement, les plaques médullaires divergent dans la région antérieure du corps, et, par suite, la gouttière médullaire s'élargit en cet endroit, formant une fossette triangulaire qui constitue la limite entre les plaques médullaires et la plaque sincipitale (fig. 25, *A. O.*). D'après sa situation topographique, cette fossette correspond à la bouche et, bien qu'elle disparaisse avant l'apparition de l'ouverture buccale, il est très probable que cette dernière apparaît à l'endroit même où siégeait la fossette.

La forme et la distribution des plaques s'observent plus nettement sur des coupes transversales que sur des embryons entiers. Les figures 55, 55*A* et 55*B* représentent trois coupes transversales, à travers la région antérieure, d'un embryon appartenant à un stade intermédiaire entre ceux rendus par les figures 26 et 27.

Les plaques médullaires sont séparées l'une de l'autre par une profonde gouttière médullaire. Comme la coupe représentée figure 55 a passé par la portion repliée de l'embryon, sa partie supérieure correspond à la région du corps, sa partie inférieure à la région céphalique de l'embryon.

La comparaison des deux moitiés de la coupe montre nettement que la gouttière médullaire commence à se dilater dans la région céphalique, et, qu'à mesure de son accroissement, les plaques médullaires s'écartent l'une de l'autre. Sur la coupe suivante (fig. 55*A*), qui a passé plus près de l'extrémité embryonnaire antérieure, la gouttière médullaire est tellement élargie qu'elle occupe à peu près toute la face dorsale de l'embryon, et que les plaques médullaires correspondent déjà à ses parties latérales. On constate, en même temps, l'aplatissement de la partie antérieure de la gouttière médullaire, ce qui est dû probablement à l'amincissement des plaques médullaires, observé en cet endroit. Sur les coupes suivantes, dont la reproduction m'a paru inutile, les plaques s'amincissent graduellement, pour finir par disparaître complètement. Sur des coupes passant par l'extrémité antérieure de l'embryon, aucun vestige des plaques médullaires n'est plus reconnaissable; elles se confondent avec l'ectoderme voisin. Sur la coupe représentée figure 55*B*, au lieu des plaques médullaires, on distingue un épaississement impair de l'ectoderme; c'est la plaque sincipitale.

L'examen des coupes en question démontre que, par leur forme et leur disposition, les plaques médullaires de *Branchiobdella* sont, en tous points, semblables à celles des Annélides chétopodes; chez ces derniers aussi, les plaques médullaires divergent dans le voisinage de la région antérieure du corps, où elles s'amincissent graduellement et se confondent avec l'ectoderme. Chez *Branchiobdella*, de même que chez ces Annélides, l'espace délimité par les plaques médullaires écartées est occupé par une fossette triangulaire qui indique l'endroit d'apparition de la bouche. Pour ce motif, déjà à des stades comparativement très jeunes, les extrémités antérieures des plaques médullaires interviennent dans la formation de la commissure cérébrale qui se développe surtout aux dépens de la plaque sincipitale.

Les ganglions céphaliques apparaissent en même temps que l'ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale. Ils consistent, au début, en un épaississement ectodermique impair, correspondant à la région céphalique de l'embryon, et complètement indépendant des ébauches de la chaîne ganglionnaire ventrale. Dès les plus jeunes stades, la face embryonnaire occupée par cet épaississement peut être considérée comme face dorsale. L'élargissement triangulaire dont il a été question plus haut sert de limite réciproque entre les faces ventrale et dorsale. Je l'ai déjà fait observer, au cours de l'évolution, cet élargissement, très appréciable sur des coupes et sur les œufs entiers, donne naissance à la bouche. Comme sa situation et son évolution ultérieure, chez *Branchiobdella*, correspondent à la situation et à l'évolution de la plaque sincipitale des autres Annélides, je lui ai conservé la même dénomination (fig. 25 *Psc*).

Sous la forme la plus jeune que j'ai réussi à observer, la plaque sincipitale consiste en un faible épaississement ectodermique, représenté, à peu près, par une seule assise cellulaire; dans quelques endroits seulement, les cellules se disposent sur deux rangées, (fig. 55, *Psc*). Bien que, dans ses parties marginales, la plaque sincipitale s'épaississe graduellement et se confonde insensiblement avec l'ectoderme, elle est toutefois nettement séparée des plaques médullaires par une mince couche ectodermique qui revêt les parties latérales de l'embryon.

Sur des coupes longitudinales d'embryons un peu plus âgés que celui que je viens de décrire, l'indépendance de la plaque sincipitale par rapport aux plaques médullaires est très nette. La figure 58 donne l'image d'une coupe longitudinale de l'embryon représenté figure 29. L'extrémité embryonnaire antérieure y est déjà indiquée sous forme d'un tubercule, l'extrémité embryonnaire postérieure est encore atténuée.

Une très mince couche ectodermique, représentée par une seule assise cellulaire très aplatie, sépare la plaque sincipitale des plaques médullaires. La plaque sincipitale comprend maintenant deux couches, dont la superficielle consiste en des cellules cylindriques, et la profonde en des cellules polyédriques. Cette dernière est beaucoup plus développée qu'au stade précédent.

Le développement ultérieur de la plaque sincipitale, dans de jeunes stades, a, pour terme, un épaississement considérable de la plaque. Elle s'accroît en profondeur et s'introduit dans la masse entodermique, sous forme d'un corps sémilunaire (fig. 59, 60). Elle se compose alors de plusieurs couches de cellules polyédriques, nettement délimitées, en avant et en arrière, par rapport à l'ectoderme adjacent.

Malgré cette délimitation tranchée, la plaque sincipitale est encore reliée à l'ectoderme; elle ne s'en sépare que plus tard. Le début de cette séparation correspond à l'apparition d'une cavité située entre l'ectoderme et l'entoderme, à la face dorsale de l'embryon, et sur la description de laquelle nous reviendrons plus loin.

Les stades du développement pendant lesquels s'opère la séparation de la plaque sincipitale, correspondent à peu près aux stades intermédiaires à ceux représentés figures 30 et 31. Les tubercules céphalique et caudal y ont pris un notable accroissement, la surface intermédiaire s'invagine, et, immédiatement sous cette invagination, entre l'ectoderme et l'entoderme, apparaît la cavité entodermique. Des coupes provenant d'embryons de ces stades sont représentées figures 61 et 62. Au moment de l'apparition de la cavité entodermique, la surface de la plaque céphalique n'est plus adjacente à l'ectoderme, mais se trouve librement située dans la cavité. Déjà dans le stade auquel appartient la figure 61, son extrémité libre, quelque peu séparée de l'ectoderme, et présentant la forme d'un tubercule, s'enfonce dans la cavité; mais, par une de ses extrémités et par sa face dorsale, la plaque sincipitale se trouve encore reliée à l'ectoderme. Au stade dont la figure 62 représente une coupe longitudinale, la plus grande partie de la plaque sincipitale est déjà séparée de l'ectoderme; seule, son extrémité antérieure est encore contiguë à ce feuillet. Sur ces coupes longitudinales, la plaque sincipitale paraît piriforme.

A partir de ce stade (fig. 62), peu de temps s'écoule avant la séparation complète de la plaque sincipitale. La séparation de son extrémité antérieure ne tarde probablement pas à se produire. La plaque sincipitale, revêtant la forme d'une lamelle incurvée, se détache de l'ectoderme et s'éloigne graduellement de l'extrémité antérieure de l'embryon où elle a pris naissance.

En se basant sur le refoulement en arrière du bout antérieur de la chaîne ganglionnaire ventrale, refoulement qui a lieu dans des stades plus avancés, il est permis d'admettre qu'une fois la plaque sincipitale devenue libre, l'extrémité antérieure de l'embryon s'accroît en avant. Le refoulement en arrière du ganglion céphalique et de la chaîne ganglionnaire ventrale provient, en effet, de l'accroissement de l'extrémité ganglionnaire antérieure.

Une fois devenue indépendante, la plaque sincipitale qui, on l'a déjà vu, représente l'ébauche du ganglion céphalique, est sous-jacente à l'ectoderme. C'est une lame, affectant la forme d'un fer à cheval (fig. 67). Sur des coupes transversales, elle paraît ovalaire (67 *A*). Par l'examen de séries de coupes d'embryons de ce stade (fig. 67, 67 *A*), on arrive à se convaincre que la chaîne ganglionnaire ventrale et les ganglions céphaliques ne sont pas encore reliés entre eux. La portion postérieure du ganglion est plus étroite que sa portion antérieure, où ses parties latérales se sont accrues corrélativement à l'accroissement bilatéral de la chaîne ganglionnaire ventrale. Pour s'en convaincre, il suffit de comparer les figures 67 et 67 *A*. Sur cette dernière, on distingue seulement les deux branches latérales de la plaque sincipitale qui l'unissent à la chaîne ganglionnaire ventrale.

Ces branches latérales constituent les ébauches de la commissure cérébrale qui, chez *Branchiobdella*, de même que chez les Annélides chétopodes, dérive de la réunion des branches latérales de la plaque sincipitale avec les branches latérales de la chaîne ganglionnaire ventrale.

La formation de la commissure cérébrale de *Branchiobdella* a lieu aussi tard que chez les Annélides chétopodes. Cette formation n'est complète que chez des embryons prêts à éclore. Sur des coupes transversales représentant de semblables embryons, la commissure cérébrale consiste en des cellules nerveuses. Elle se relie à la couche ganglionnaire du ganglion céphalique, d'une part, et à la couche du ganglion sous-œsophagien, de l'autre (fig. 69 *A*). On peut encore, me semble-t-il, distinguer sur cette figure, les deux portions qui ont servi d'origine à la commissure, notamment la portion dorsale dérivée des ganglions céphaliques, et la portion ventrale dérivée des branches de la chaîne ganglionnaire ventrale.

Le ganglion céphalique, lors de sa séparation de l'ectoderme, consiste en une masse cellulaire continue. Chez l'adulte, il se compose de deux paires de ganglions opposés aux ganglions sous-œsophagiens, et représente, de la sorte, une formation métamérique qui correspond aux métamères de la chaîne ganglionnaire ventrale.

Cette structure des ganglions est un fait secondaire et non primaire. La division du ganglion en portions postérieure et antérieure se produit dans des stades relativement avancés. Elle précède de peu la formation de la bouche (fig. 66 *A*). Le début de cette division se manifeste par l'accumulation des cellules ganglionnaires en deux groupes, l'un postérieur, l'autre antérieur. Plus tard, il se forme, à la surface du ganglion, un étranglement qui le divise en deux portions.

VI. — Le Mésoderme. Les Métamères.

Chez *Branchiobdella,* la différenciation du mésoderme, sous forme d'une couche indépendante, est relativement tardive; on ne l'observe, en effet, qu'après l'apparition de la gouttière médullaire. Jusqu'à ce moment, les cellules mésodermiques sont confondues avec les éléments de l'entoderme, au point de constituer une masse commune que j'ai désignée sous le nom de mésoentoderme.

Les limites entre les cellules des deux feuillets ne sont point reconnaissables sur les coupes longitudinales et transversales, représentées par les figures 49 à 53, qui appartiennent aux stades reproduits par les figures 20 à 26. C'est seulement à l'époque où la gouttière médullaire se rétrécit et s'approfondit (fig. 27), que la ligne de démarcation entre le mésoderme et l'entoderme devient apparente. Cette ligne, on l'a déjà vu, affecte la forme d'un arc incurvé vers la face dorsale de l'embryon; elle sépare toute la portion ventrale du mésoentoderme de sa portion dorsale (fig. 54). La première constitue le mésoderme (*Bdms-Plms*), la seconde l'entoderme (*En*). Déjà, au moment de sa différenciation, on peut distinguer, dans le mésoderme, trois parties, savoir : la partie axiale (*Plms*), située exactement sous la gouttière médullaire, et deux parties latérales placées de chaque côté de cette gouttière (*Bdms*). La première consiste en une seule rangée cellulaire; les parties latérales en comprennent plusieurs. Comme les coupes longitudinales le démontrent, les parties latérales du mésoderme représentent deux bandelettes réunies par une mince plaque axiale. Ces bandelettes correspondent entièrement aux bandelettes mésodermiques des Annélides chétopodes ; aussi je leur conserve la dénomination de *bandelettes mésodermiques;* quant à la portion axiale, je l'appellerai *plaque axiale mésodermique.*

Les bandelettes mésodermiques occupent toute la longueur de l'embryon. Leur portion antérieure s'épaissit dans des stades relativement assez jeunes (fig. 58). Cet épaississement est situé juste au-dessus de l'œsophage et sous l'extrémité antérieure des plaques médullaires. Au cours de l'évolution, (fig. 65, 66) les extrémités postérieures des bandelettes mésodermiques s'épaississent notablement.

Quant à la texture de ces bandelettes, dans les jeunes stades du développement, elle diffère très peu de celle de l'entoderme. Les bandelettes mésodermiques sont constituées par des cellules polyédriques qui, en se multipliant, diminuent de volume, mais conservent leur forme primitive. Cet aspect des bandelettes mésodermiques persiste, alors même qu'on distingue les premiers indices de la division en métamères (fig. 30); elles consistent toujours en des cellules polyédriques. Toutefois, du côté où les bandelettes mésodermiques s'appliquent contre l'entoderme, on remarque, sur des coupes, une série de cellules qui diffèrent quelque peu des cellules constitutives des bandelettes. Au stade suivant (fig. 63), la différence s'accentue; les cellules en question forment une couche qui revêt la face ventrale de l'entoderme. La différenciation de cette couche est le début de la division des bandelettes en splanchnopleure et en somatopleure, et de la formation du cœlome.

Le cœlome, comme le démontrent les coupes d'embryons appartenant aux stades suivants, se creuse entre la couche susdite et tout le reste de la masse des bandelettes mésodermiques. Sa formation, chez *Branchiobdella*, ne diffère pas essentiellement, d'ailleurs, de celle des autres animaux annelés. Mais, en observant l'évolution du cœlome dans tous ses détails, on constate quelques particularités distinctives. Chez *Branchiobdella*, les bandelettes mésodermiques, en se délaminant, forment plusieurs cavités paires, disposées métamériquement; leur nombre correspond à celui des segments externes, déjà apparents bien avant la formation du cœlome. Les métamères peuvent être le mieux observés sur des coupes longitudinales, et, en partie, sur des coupes horizontales. Sans doute, sur les dernières (fig. 72), on ne peut reconnaître à la fois, qu'un nombre limité de métamères; quant aux premières, on peut y suivre nettement la distribution de tous les métamères, et étudier en détails la structure de chacun d'eux.

L'examen des coupes longitudinales (fig. 65), appartenant à un embryon dont les cavités métamériques sont définitivement formées, démontre que leur formation comprend toute l'étendue de l'embryon jusqu'à son extrémité postérieure. Il faut seulement excepter l'extrémité antérieure du corps située au-devant de la chaîne ganglionnaire ventrale, et qui s'accroît graduellement au cours de l'évolution. Là, le mésoderme ne se délamine jamais. Je donne, à cette partie du mésoderme, le nom de *mésoderme céphalique*. Il en sera question plus tard.

Le cœlome n'occupe pas le milieu de chaque métamère, comme cela a été observé chez les autres Annélides, chez *Euaxes* par exemple, mais se trouve rapproché de leur partie antérieure; de là, une certaine différence entre la structure des métamères de *Branchiobdella* et celle de ces mêmes parties chez les autres Annélides. Les métamères de *Branchiobdella* sont très rapprochés; aussi, sur des coupes, leurs limites réciproques sont-elles moins nettement distinctes que chez *Euaxes*.

Chaque métamère comprend : 1° Une portion postérieure épaissie, constituant la partie de la somatopleure qui, plus tard, donne naissance aux muscles; nous l'appelerons pour ce motif, *plaque musculaire* (fig. 65 *A, Plm*). 2° Une mince couche de la splanchnopleure, qui délimite le cœlome du côté dorsal. La plus grande partie de la splanchnopleure se confond avec la plaque musculaire; seule, sa portion antérieure sert à délimiter le cœlome. Eu égard à cette distribution des cavités et en l'absence de limites tranchées entre les plaques musculaires de chaque métamère, il est très difficile de préciser quelles sont les cellules qui donnent naissance aux cloisons.

D'après la situation des cloisons chez des embryons âgés, il paraît probable que, chez *Branchiobdella*, comme chez *Euaxes*, ils dérivent de la conjonction des parois postérieure et antérieure de deux segments contigus.

Les cavités des métamères, faiblement indiquées à l'origine, s'accroissent plus tard à un degré tel que les cavités de deux métamères opposés se confondent, comme on peut le constater sur la figure 64. En même temps, les métamères eux-mêmes s'étendent à la face dorsale. La splanchnopleure et la somatopleure augmentent de volume. La première s'étale sous l'ectoderme, la seconde tapisse l'entoderme. L'achèvement de ce processus, d'ailleurs en tous points semblable à celui signalé chez d'autres Annélides, s'opère vers la fin du développement embryonnaire. Dans la région somatique de l'embryon (fig. 70, *B*), la splanchnopleure et la somatopleure apparaissent sous forme de plaques très minces, délimitant un cœlome commun. A la face ventrale, la somatopleure s'étend sous la chaîne ganglionnaire ventrale, en s'interposant entre celle-ci et l'ectoderme. Les cloisons se développent complètement, et leur situation correspond à celle des segments externes (fig. 73). Elles se rencontrent aussi dans la portion antérieure du corps, où les segments externes ne sont point reconnaissables, et s'interposent entre les ganglions de la chaîne ganglionnaire ventrale.

Le rapport des cloisons par rapport aux métamères externes de *Branchiobdella* est très caractéristique. Comme je l'ai déjà fait observer, le corps de *Branchiobdella* est divisé en anneaux, alternativement larges et étroits. J'ai désigné ces derniers sous le nom d'anneaux intercalaires. Comme on peut le constater sur la coupe longitudinale représentée figure 73, la disposition des cloisons correspond à celle de ces anneaux. Comme les ganglions correspondent aux anneaux larges, les cloisons se rencontrent nécessairement entre les ganglions de la chaîne ganglionnaire ventrale. Cette uniformité dans la distribution des cloisons et des ganglions se voit nettement sur des coupes longitudinales, et peut être suivie sur toute l'étendue du corps de l'embryon.

Les fibres musculaires deviennent apparentes vers la fin du développement. Les fibres longitudinales apparaissent en premier lieu. Elles se forment à la face ventrale, sous la chaîne ganglionnaire ventrale, où elles constituent une couche épaisse (fig. 73, *Mlg*). A la face dorsale, cette couche est à peine distincte.

Le mésoderme des régions antérieure et postérieure du corps diffère essentiellement, par son mode de développement, du mésoderme somatique; je vais, pour ce motif, le considérer séparément.

Je l'ai déjà dit, on ne constate pas la présence du cœlome dans le mésoderme de la région céphalique, à des stades où cette cavité est nettement reconnaissable dans la région somatique. Il apparaît, dans le mésoderme de la région céphalique, à une époque plus tardive. On le distingue sur la coupe transversale représentée figure 67 *A*; mais les cavités sont insignifiantes et, semble-t-il, disparaissent au cours du développement (fig. 70). Ces cavités se rencontrent seulement dans la portion postérieure de la tête, là ou s'étend la chaîne ganglionnaire ventrale.

Au-devant de la chaîne ganglionnaire, se trouve une portion mésodermique, d'abord faiblement développée, mais qui, plus tard, s'accroît graduellement; elle se distingue du mésoderme de la portion postérieure et du mésoderme somatique parce qu'elle ne se divise jamais en segments : C'est le mésoderme céphalique. Quelle est son origine? apparaît-il indépendamment du mésoderme somatique, ou bien provient-il d'une ébauche commune? c'est une question que je n'ai pu trancher.

Dans tous les cas, son évolution ultérieure diffère énormément de celle du mésoderme somatique. A des stades relativement assez jeunes, le mésoderme céphalique consiste en des cellules ovalaires, pressées fortement les unes contre les autres. On n'y reconnaît aucun vestige de cavité (fig. 65, 69, 72 *Mcep*). Vers la fin du développement, son aspect se modifie notablement. Ses cellules s'allongent et s'interposent entre l'ectoderme et l'œsophage, en formant toute une aréole de rayons autour de ce dernier. Par leurs caractères, ces cellules sont extrêmement semblables aux cellules musculaires. Une des extrémités des cellules en question, voisine de l'ectoderme ou de l'entoderme est dilatée et renferme le noyau; ce dernier occupe parfois aussi le milieu de la cellule (fig. 70). Par suite de cette situation des noyaux dans les parties périphériques des cellules, le mésoderme céphalique semble formé de deux rangées de cellules, reliées entre elles par des prolongements protoplasmiques radiaires. Il résulte de cette distribution des noyaux et du protoplasme, que la forme du mésoderme céphalique dont il vient d'être question n'est qu'une modification de la délamination typique, signalée dans le mésoderme somatique de *Branchiobdella* et de tous les autres Annélides. La délamination du feuillet mésodermique a probablement lieu aussi dans la région céphalique, avec cette seule différence, toutefois, que les deux lames résultant de cette délamination sont reliées entre elles par des prolongements protoplasmiques cellulaires. L'évolution de la portion postérieure du mésoderme somatique se relie au développement de la ventouse.

Comme les observateurs qui se sont occupés antérieurement de l'évolution des Hirudinées l'ont déjà établi, la ventouse n'est, en définitive, qu'une modification des métamères postérieurs de l'embryon. Je ne puis que confirmer ce fait. *Bran-*

chiobdella est très peu favorable à l'étude du développement de la ventouse. Pour ce motif, je dois me borner à ajouter fort peu de chose aux faits signalés par mes devanciers, chez les autres Hirudinées. Comme on l'a vu, la portion postérieure du mésoderme s'épaissit de bonne heure. Après la division des bandelettes mésodermiques en métamères, et l'apparition des cavités métamériques, la portion postérieure du mésoderme qui est employée à la formation de la ventouse, éprouve des modifications semblables à celle de sa portion somatique. Ce fait seul démontre que les métamères participent à la formation de la ventouse. Toutefois, les cavités des métamères postérieurs subissent certains changements, très différents de ceux que montre le cœlome de la région somatique. Elles se remplissent de cellules; le seul vestige des métamères persiste sous l'aspect du cloisons. Sous ce rapport, les modifications du mésoderme de la région postérieure correspondent à celles du mésoderme céphalique. Les cloisons se transforment en muscles radiaires de la ventouse.

La transition graduelle des cloisons de la région somatique aux muscles radiaires de la ventouse, est surtout reconnaissable sur les coupes longitudinales de cet organe, provenant d'embryons dont le développement est assez avancé (fig. 71, 71 *A*). Une étude plus approfondie de la ventouse aurait permis, je crois, de se convaincre que ses muscles annulaires ne représentent point des formations nouvelles, et ne sont, en définitive, qu'une modification des muscles longitudinaux du corps. Cette transformation de muscles longitudinaux en muscles annulaires de la ventouse paraît probable après l'examen d'embryons prêts à éclore.

VII. — Entoderme. Canal digestif.

Comme l'étude de la segmentation et celle de la formation des feuillets embryonnaires, chez *Branchiobdella*, le démontrent, l'entoderme y constitue une masse cellulaire compacte, et la formation de la cavité digestive y est plus tardive que chez quelques autres Hirudinées (*Nephelis*, *Hirudo*). Il ressort de l'examen de stades plus avancés, que tout l'entoderme de *Branchiobdella* est employé à la formation du canal digestif, et que ce canal tout entier, à l'exception des parties insignifiantes avoisinant la bouche et l'anus, est exclusivement formé par l'entoderme.

Déjà, dans de très jeunes stades du développement, lors de la première apparition de la plaque sincipitale (fig. 52), on peut distinguer, dans l'entoderme, deux parties inégales : L'une d'elles, la plus volumineuse, qui remplit tout le corps de l'embryon, sert d'ébauche à l'intestin et au rectum; l'autre, qui apparaît d'abord sous forme d'une proéminence peu marquée, située entre la plaque sincipitale et les plaques médullaires, constitue l'ébauche de l'œsophage (fig. 52, *Oes*).

Les changements ultérieurs de ces deux parties dépendent des modifications de forme dont l'embryon est le siège. L'accroissement de la région céphalique s'accompagne de celui de l'œsophage. Ce dernier apparaît bientôt comme un prolongement entodermique qui, sous forme de bec, pénètre assez profondément entre les deux portions du système nerveux (fig. 58, *Oes*). Plus tard (fig. 59, 60), l'œsophage se dilate et, lorsque l'extrémité céphalique de l'embryon se replie sur la face dorsale, il suit, sans aucun doute, ce mouvement (fig. 61 et 62 *Oes*). Au stade dont la figure 62 représente une coupe, l'œsophage montre d'importantes modifications. Quelques-unes de ses cellules médianes disparaissent, et sont remplacées par des cavités qui conservent la forme polyédrique des cellules. Sur des coupes, on découvre, au fond de ces cavités, les vestiges du protoplasme, affectant la forme d'un réseau délié (fig. 61, *Coes*). Ces cavités servent d'ébauche à la cavité œsophagienne. Leur nombre paraît augmenter très rapidement et, par conséquent, la destruction des cellules centrales de l'œsophage suit aussi une marche très rapide. Dans le stade suivant (fig. 62), une partie considérable de l'œsophage est déjà creuse. La formation de la cavité œsophagienne débute dans la portion antérieure et progresse graduellement d'avant en arrière. Au stade auquel appartient la coupe représentée figure 66, toute l'ébauche œsophagienne paraît creuse. Ses parois consistent en un épithélium cylindrique ; de fins prolongements protoplasmiques, simples vestiges des cellules détruites, s'entrelacent dans le fond de sa lumière.

Au stade dont il s'agit, l'extrémité antérieure de l'œsophage s'effile, et se termine en un cul-de-sac arrondi qui s'applique fortement contre l'ectoderme. Dans le point où il adhère à ce feuillet, se forme, plus tard, l'ouverture buccale.

La formation de l'ouverture buccale est très tardive, mais le début de l'invagination est indiqué, chez l'embryon, dès avant son renversement. Sur l'œuf entier, on reconnaît déjà, à l'extrémité antérieure du corps, une invagination oblongue qui constitue l'ébauche de l'ouverture buccale. Par l'étude des coupes, on peut se convaincre que les cellules constitutives de cette invagination s'aplatissent graduellement, à mesure qu'on se rapproche du plancher de la cavité (fig. 61), et que l'œsophage, dont les parois sont excessivement amincies, adhère à l'endroit le moins épais (fig. 66 *A*) de cette invagination.

Je n'ai pas réussi à observer le moment de la formation de l'ouverture buccale. Chez des embryons appartenant au stade représenté figure 33, la bouche est déjà formée.

Sur la coupe représenté figure 66 *A*, on distingue nettement la ligne de démarcation entre les parties ectodermique et entodermique de l'œsophage. Cette ligne correspond à peu près à l'endroit de l'œsophage indiqué par un astérisque(1); à ce niveau, on reconnaît, dans les parois de l'œsophage, un étranglement peu marqué, qui correspond aux cellules antérieures aplaties de l'ébauche primitive de l'œsophage.

La partie ectodermique de l'œsophage, comme il est facile de s'en convaincre par la comparaison des coupes représentées figure 66 et 33, ne constitue point l'œsophage proprement-dit. Elle est employée exclusivement à la formation des lèvres.

---

(1) L'astérisque n'a pas été reproduit par le graveur.

Le processus de l'évolution de l'œsophage, chez *Branchiobdella,* démontre clairement que tout l'épithélium de cette partie nait exclusivement aux dépens de l'entoderme. L'ectoderme, qui chez plusieurs autres invertébrés donne naissance à l'œsophage, ne participe point à sa formation chez *Branchiobdella.* Sous ce rapport, cette Hirudinée ressemble à quelques autres Annélides, notamment au *Psygmobranchus* et à *Aucia;* elle s'écarte donc davantage du type commun de l'évolution de l'œsophage, l'entoderme donnant encore naissance à des formations qui, partout ailleurs, proviennent de l'ectoderme.

Les mâchoires de *Branchiobdella* dérivent aussi de l'entoderme. Elles apparaissent dans la paroi de l'œsophage, située au-dessus de la commissure cérébrale (fig. 73). En cet endroit, la paroi œsophagienne est représentée par un tubercule affectant la forme d'une dent; celle-ci est constituée par d'énormes cellules à protoplasma finement granuleux, et à noyaux nettement distincts. Ces cellules, présentant tous les traits caractéristiques de cellules glandulaires, sécrètent une masse cuticulaire qui, sous forme de calotte, revêt le tubercule, et forme ainsi la mâchoire. La comparaison des figures 72 et 63 permet de se convaincre que le tubercule dentiforme en question a une origine entodermique et non ectodermique.

La portion moyenne du tube digestif conserve, plus longtemps que l'œsophage, l'aspect d'une masse compacte. Dans des stades relativement jeunes, la surface dorsale de l'entoderme intestinal se détache de l'ectoderme, formant, de la sorte, une cavité entre ces deux feuillets. Cette cavité paraît n'avoir aucune valeur morphologique; son apparition dépend de causes mécaniques, propres au développement de *Branchiobdella.* Elle est le résultat de la croissance rapide de l'embryon, laquelle a lieu dans un espace relativement très étroit. Cette cavité disparaît avant le début du renversement de l'embryon. Au stade auquel appartient la coupe représentée figure 66, elle n'est plus reconnaissable ; l'ectoderme est fortement appliqué contre l'entoderme.

L'apparition de la lumière de l'intestin est due aussi à la destruction des cellules centrales de ce dernier. Elles se confondent en un amas commun et se modifient notablement. Leur protoplasme, d'abord finement granuleux, devient homogène, les granules disparaissent; seuls, les noyaux plongés dans la masse homogène du protoplasme se conservent, comme vestiges de cellules disparues.

Quant aux granules, ils sont seulement reconnaissables dans les cellules périphériques qui se transforment en épithélium de l'intestin. Je n'ai pas réussi à suivre le mode de destruction ultérieure des cellules. Dans les premiers stades qui succèdent à la formation de la lumière intestinale, toute la cavité était encore remplie par une masse protoplasmique, évidemment le produit de la destruction des cellules.

Vers la fin de l'évolution, l'intestin forme cinq gros cæcums qui deviennent reconnaissables après la formation définitive du cœlome et des cloisons.

Les étranglements entre les cæcums correspondent exactement à la situation des cloisons (fig. 73). L'origine des cæcums peut sans doute être expliquée par la dilatation de l'intestin, dilatation qui serait uniforme si l'intestin n'était pas embrassé par les cloisons, lesquelles constituent, pour ainsi dire, un obstacle mécanique à sa dilatation. Ce fait, déjà rendu évident par la répartition des cloisons en rapport avec les étranglements séparant les cæcums, le devient davantage encore si on se rapelle que, dans les endroits où le canal digestif ne se dilate point, comme c'est le cas pour le rectum, les cæcums font défaut.

La portion postérieure de l'entoderme qui donne naissance au rectum devient indépendante de l'intestin, seulement vers la fin de l'évolution. Aussi son développement marche-t-il parallèlement avec celui de l'intestin.

La direction suivant laquelle s'opère l'accroissement du rectum ainsi que la situation de l'anus, sont sous la dépendance des parties voisines, surtout du mésoderme. On l'a déjà vu, la portion postérieure des bandelettes mésodermiques s'est épaissie à un stade très précoce du développement. Cet épaississement comprime la portion postérieure de l'entoderme, en la refoulant graduellement vers la face dorsale. La comparaison des figures 58, 62 et 65 donne une idée assez nette de ce mouvement progressif du rectum, ensuite duquel ce dernier se déplace de l'extrémité postérieure du corps à la face dorsale. Au stade représenté figure 66, l'extrémité postérieure du rectum occupe à peu près sa position définitive. Elle répond à l'endroit où, beaucoup plus tard, se trouvera l'anus.

Chez *Branchiobdella*, comme chez la plupart des Annélides, l'anus est une formation tardive. C'est seulement après la formation de la ventouse, qu'une invagination peu marquée devient apparente à la face dorsale de l'embryon, où elle s'applique fortement contre l'extrémité postérieure du rectum. Elle constitue l'ébauche de l'anus (fig. 70). Sa réunion à la cavité de l'intestin (fig. 73) s'opère vers la fin du développement embryonnaire.

EXPLICATION DES PLANCHES.

A = extrémité antérieure de l'embryon.
An = Anus.
Bdms = bandelette mésodermique.
Blc = Blastocœle.
Cc = canal central du tube médullaire.
Cen = cavité entodermique.
Chgr = chaîne ganglionnaire ventrale.
Cl = cœlome.
Cli = cellules intermédiaires, situées entre les grosses cellules
Cln = cellules nerveuses.
Cœs = cavité œsophagienne.
Comc = commissure cérébrale.
D = face dorsale de l'embryon.
Dt = mâchoire.
Dsvt = muscles radiaux de la ventouse.
Ec = ectoderme.
En = entoderme.
Fl = filaments de l'amphiaster.
Gc = grosses cellules.
Gm = gouttière médullaire.
Gsœs = ganglion sousœsophagien.
In = intestin.
L = lèvre.
Mac = macromère.
Mcep = mésoderme céphalique.
Mic = micromère.
Msen = mésoentoderme.
Mslg = muscles longitudinaux.

Mtm = métamère.
Mv = membrane vitelline.
Nc et *Np* = nucleus de l'amphiaster.
O = orifice ou enfoncement buccal.
Oes = œsophage.
P = protoplasme de l'amphiaster.
Pm = plaque médullaire.
Plsc = plaque sincipitale.
Plms = plaque axiale du mésoderme.
R = rectum.
Scin = cœcum de l'intestin.
Smpl = somatopleure.
Splp = splanchnopleure.
T = tête.
V = face ventrale.
Vt = ventouse.
X = enfoncement problèmatique de la face dorsale de l'embryon.

Fig. 1. L'œuf avant la segmentation, portant une petite tache claire à sa surface.
Fig. 2. Coupe longitudinale de l'œuf au stade de la formation de l'amphiaster.
Fig. 3. Coupe longitudinale de l'œuf au stade de la fécondation.
Fig. 4. Coupe transversale de l'œuf au stade de la figure 2.
Fig. 5-19. Différents stades de la segmentation.
Fig. 20. L'œuf immédiatement après la segmentation.
Fig. 21-22. L'embryon au stade de l'apparition de la gouttière médullaire.
Fig. 23. L'embryon au stade ou la gouttière médullaire commence à se rétrécir.
Fig. 24. L'embryon au stade du développement de la portion céphalique.
Fig. 25, 25 *A*. Embryon un peu plus avancé que celui de la figure précédente.

Fig. 26-27. Les embryons au stade ou les grosses cellules disparaissent.

Fig. 28. L'aspect ventral de l'embryon, à un stade un peu plus avancé que celui de la figure. précédente, pour montrer la forme de la gouttière médullaire.

Fig. 29-31. Divers stades du développement, avant la commencement du renversement de l'embryon.

Fig. 32-38. Divers embryons de la période du renversement embryonnaire.

Fig. 39. Coupe longitudinale de l'œuf au stade figure 9.
Fig. 40. Idem au stade figure 12.
Fig. 41. Coupe transversale de l'œuf au stade figure 13.
Fig. 42, 42 *A*. Idem, au stade figure 15.
Fig. 43, *A*. *B*. Idem, au stade figure 16.
Fig. 44, 44 *D*. Idem, au stade figure 17.
Fig. 45, 45 *B*. Idem, au stade figure 18.
Fig. 46. Idem, au stade figure 17.
Fig. 47. Coupe longitudinale de l'œuf au stade figure 15.
Fig. 48, 48 *A*. Coupes transversales de l'œuf au stade figure 19.
Fig. 49. Coupe longitudinale de l'embryon au stade figure 20.
Fig. 50. Idem, à peu près du même stade.
Fig. 51. Idem, au stade figure 25.
Fig. 52. Idem, au stade figure 26.
Fig. 53, 53 *B*. Coupes transversales de l'embryon au stade figure 21.
Fig. 54. Idem, au stade figure 27.
Fig. 55, 55 *B*. Idem, au stade figure 28.
Fig. 56. Idem, au stade figure 29.
Fig. 57. Idem, au stade figure 30.
Fig. 58. Coupe longitudinale de l'embryon au stade figure 29.

Fig. 59-62. Coupes longitudinales d'embryons, aux stades intermédiaires entre ceux des figures 29-30.

Fig. 63. Coupe transversale de l'embryon au stade figure 31.

Fig. 64. Coupe transversale de l'embryon au stade intermédiaire entre ceux des figures 32-33.

Fig. 65. Coupe longitudinale de l'embryon au stade figure 31.
Fig. 66, 66 *A*. Idem, au stade figure 32.
Fig. 67. Coupes transversales de la partie céphalique de l'embryon figure 33.

Fig. 68, 68 *B*. Coupes longitudinales de la partie céphalique de l'embryon, avant la formation de la bouche.

Fig. 69, 69 *A*. Coupes longitudinales de la portion céphalique de l'embryon avec la bouche formée.

Fig. 70. Coupes transversales de l'embryon éclos.

Fig. 71, 71 *A*. Coupes longitudinales de la partie postérieure de l'embryon, au stade de la formation de l'anus.

Fig. 72. Coupe horizontale de l'embryon figure 31.

Fig. 73. Coupe longitudinale de l'embryon prêt à éclore.

Recherches sur la respiration et la circulation. 2me Article. (1) — La courbe pléthysmographique du cerveau du chien,

PAR

LÉON FREDERICQ.
Professeur à l'Université de Liège.

CHAPITRE PREMIER.

INTRODUCTION.

Ressources offertes par la vivisection pour l'étude graphique des mouvements du cerveau. Description du pléthysmographe cérébral : tube de verre se fixant à frottement dans un trou de trépan, et communiquant avec un tambour à levier de Marey. La courbe pléthysmographique du cerveau exprime à chaque instant la différence entre l'entrée et la sortie du sang de la cavité céphalo-rachidienne; elle ne correspond pas nécessairement aux variations pulsatiles dans le diamètre des vaisseaux artériels. Elle présente des oscillations cardiaques, respiratoires et vaso-motrices.

§ I. — Les mouvements d'expansion et de retrait alternatifs du cerveau (mouvements isochrones avec ceux du cœur et avec ceux de la respiration), que l'on observe aux fontanelles des jeunes enfants, ou au niveau des pertes de substance des os du crâne chez l'adulte, étaient déjà connus des anciens. C'est de la Renaissance que datent les débuts de leur étude scientifique. Depuis cette époque jusqu'à nos jours, un grand nombre de médecins et de physiologistes se sont appliqués à les décrire, à en découvrir les causes et à en déterminer l'importance fonctionnelle. Il est en effet peu de questions spéciales en physiologie, qui aient donné lieu à une série aussi nombreuse de travaux intéressants et parfois de débats passionnés. Je me dispenserai d'en refaire ici l'historique, renvoyant ceux que la chose intéresse, aux différents mémoires cités plus loin. Je signalerai notamment le grand travail de Mosso qui a paru en italien (1879) et en allemand (1881) et qui est précédé d'un résumé historique suffisamment étendu.

---

(1) Voir la première partie : *De l'influence de la respiration sur la circulation*, dans les Archives de Biologie, vol. III, p. 55, 1882.

Je me bornerai à rappeler que cette question est entrée depuis quelques années dans une phase nouvelle. Elle a été pour ainsi dire rajeunie par l'introduction de la méthode grahique. Grâce à l'emploi des appareils enregistreurs(1),

---

(1) W. Leyden. *Beiträge und Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie des Gehirns.* (Virchow's Archiv. Bd. 37, 1866, p. 519.)

J. B. Langlet. *Études critiques sur quelques points de la physiologie du sommeil,* Paris, 1872.

A. Salathé. *Recherches sur le mécanisme de la circulation dans la cavite céphalo-rachidienne.* (Travaux du laboratoire de Marey, 1876 et Comptes-rendus, 19 Juin 1876.) *Recherches sur les mouvements du cerveau.* Thèse de Paris, 1877.

Mosso. *Introduzione ad una serie di esperienze sui movimenti del cervello nell' uomo.* (Archivio per le scienze mediche I, fasc. 2, 1876).

C. Giacomini e A. Mosso. *Esperienze sui movimenti del cervello nell' uomo.* (Archivio per le scienze mediche, I, fasc. 3, 1876 et Comptes-rendus, 3 Janvier, 1877.)

Albertotti e Mosso. *Osservazioni sui movimenti del cervello di un idiota epilettico.* (R. Accademia di Medicina di Torino, 1877.)

Mosso. *Sulla circolazione del sangue nel cervello dell' uomo.* (Atti dei Lincei. Mem. Sc. Fis. Ser^{e}. 3^{a}. vol. V^{o} p. 237. 7 Dicembre 1879. *Ueber den Kreislauf des Blutes im menschlichen Gehirn.* Leipzig, 1881.)

Brissaud et François-Franck. *Inscription des mouvements d'expansion et de retrait du cerveau chez une femme présentant une vaste perte de substance du pariétal gauche.* (Travaux du laboratoire de Marey. Année 1877, p. 137.)

François-Franck. *Recherches critiques et expérimentales sur les mouvements alternatifs d'expansion et de resserrement du cerveau dans leurs rapports avec la circulation et la respiration.* (Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, Mai 1877, p. 266.)

Salathé, Mosso, François-Franck, Flemming, Ragosin et Mendelssohn, G. Burckhardt, Karl Mays, Mondini ont pu reprendre à nouveau l'étude des mouvements du cerveau, et l'enrichir d'un grand nombre de données intéressantes. Fait assez singulier, le zèle de ces nouveaux expérimentateurs s'est porté presque exclusivement vers l'étude des mouvements du cerveau de l'homme, négligeant ainsi les ressources offertes par la vivisection. Si on laisse de côté quelques expériences incomplètes de Leyden, le mémoire de Salathé est le seul travail consacré à l'étude graphique des mouvements du cerveau d'un animal.

Cependant l'expérimentation sur l'animal vivant nous offre des moyens d'investigation bien plus complets que l'observation pure, à laquelle doit plus ou moins se résigner celui qui étudie le sujet humain. Il est d'ailleurs toute une série de questions que la vivisection peut seule élucider. Enfin une dernière raison qui aurait dû faire préférer un animal de laboratoire, le chien à l'homme, c'est que le chien présente plusieurs particularités physiologiques qui facilitent singulièrement l'étude de certains phénomènes circulatoires : les pulsations cardiaques se ralentissent extraordinairement pendant l'expiration chez cet animal. En outre, l'expérimentateur peut à volonté observer la discordance des variations respira-

---

William Flemming. *The motions of the brain.* (Glasgow Medical Journal, Juli 1877.)

L. Ragosin und M. Mendelssohn. *Graphische Untersuchungen über die Bewegungen des Gehirns beim lebenden Menschen.* (St-Petersburger medicinische Wochenschrift, 13 (25) Sept. 1880, p. 303.)

G. Burckhardt. *Ueber Gehirnbewegungen.* (Vortrag gehalten in der Sitzung vom 26 Februar 1881. Mittheilungen der Naturforscher Gesellschaft in Bern. 1881, p. 35.)

Karl Mays. *Ueber die Bewegungen des menschlichen Gehirns.* (Virchow's Archiv. Bd. 88, Hft 1, 5 April 1882, p. 125. Ibid. Bd. 88, p. 599.)

E. Sciammanna. *Fenomeni prodotti,* etc. (R. Acad. d. Lincei, XIII, 25 Juin 1882. Analyse dans Arch. ital. de Biologie, II, p. 444-446.)

Mondini. *Sulla circolazione del Sangue nel cervello.* (Giorn. della R. Acad. di Medicina di Torino. Juli 1882.)

toires de la pression artérielle et de la pression trachéale, ou provoquer la concordance de ces deux phénomènes. Nous verrons le parti que l'on tire de ces faits pour étudier la forme exacte de la pulsation cérébrale d'origine cardiaque, et pour déterminer la part respective qui revient aux artères et aux veines de la cavité céphalo-rachidienne, dans la production des oscillations cardiaques et respiratoires du cerveau. Ces points ainsi que plusieurs autres n'avaient pas été abordés par Salathé. Comme on le fait généralement, lorsqu'il s'agit d'un travail de première orientation, portant sur un sujet nouveau, il s'en était tenu aux questions les plus générales, et n'avait pu s'arrêter à la minutie des détails. Il avait d'ailleurs éprouvé d'assez grandes difficultés dans l'inscription des mouvements du cerveau du chien, difficultés provenant probablement du peu de largeur du trou de trépan par lequel le cerveau devait agir sur l'appareil inscripteur (1).

---

(1) François-Franck, sous les yeux duquel les expériences de Salathé ont été exécutées, insiste sur les difficultés éprouvées par ce dernier dans l'inscription des mouvements du cerveau du chien et du lapin. « Chez les animaux, l'inscription des mouvements du cerveau n'est point aussi facile (que chez l'homme), et cette difficulté relative tient à des conditions que de nombreuses expériences ont permis à M. Salathé de bien déterminer. On fait à un chien ou à un lapin l'ablation d'une rondelle osseuse sur le pariétal à l'aide d'une couronne de trépan; à la place de cette rondelle, on visse un tube métallique comme celui que Lorry et Ravina employèrent autrefois; dans le tube, dont le calibre doit être assez considérable (au moins de 7 à 8 millimètres de diamètre intérieur), on verse de l'eau jusqu'à une certaine hauteur. Si la dure-mère a été laissée intacte, les changements du niveau de l'eau contenue dans le tube, sont en général assez peu marqués et ne permettent guère de distinguer nettement, surtout sur le lapin, les petits battements en rapport avec l'action cardiaque; si la dure-mère a été enlevée dans le fond de la trépanation, les mouvements sont assez complets pour fournir un bon tracé, grâce à la transmission par l'air; mais bien souvent ce succès dure peu : le cerveau fait volontiers hernie à travers l'orifice de la trépanation, et les mouvements transmis, n'appartenant plus qu'à la petite masse de tissus étrangers, deviennent imperceptibles. On réduit alors la portion saillante, et, en mettant l'animal la tête en haut, on peut espérer obtenir encore pendant assez longtemps des courbes tout-à-fait satisfaisantes, etc. » p. 280. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1877.

Pour ma part, j'ai réalisé sur dix-sept chiens l'inscription des mouvements du cerveau au moyen d'un appareil des plus primitifs, sans avoir eu à lutter contre les accidents signalés par Salathé et François-Franck. Voici comment j'opère :

Un chien d'assez grande taille est anesthésié par le chlorhydrate de morphine (20 à 30 *ctg*) et le chloroforme, d'après la méthode de Claude Bernard. Il est fixé sur le ventre, dans la gouttière d'opération, le corps un peu incliné à droite. Après avoir incisé la peau et séparé à gauche la partie supérieure du muscle temporal de ses attaches crâniennes, on enlève au pariétal du même côté, au moyen du trépan, une rondelle osseuse de vingt millimètres de diamètre. On divise la dure-mère dont on résèque les lambeaux : on aperçoit alors dans le fond, le cerveau animé de pulsations manifestes. L'hémorrhagie est parfois nulle : dans tous les cas, il suffit d'attendre quelques instants, en appliquant au besoin un petit fragment d'éponge sur le trou de trépan, pour voir l'écoulement du sang s'arrêter. Dans l'orifice circulaire ainsi obtenu, on fixe *à frottement* le petit appareil qui servira à transmettre les pulsations cérébrales (fig. 1). Cet appareil est formé d'un bout de tube de verre *T*, large de 16^{mm}., long de 47^{mm}. Son extrémité inférieure, destinée à s'enchasser hermétiquement dans le trou cylindrique du pariétal, est garnie extérieurement d'une lame de caoutchouc rouge *C* (anneau coupé dans un tube de caoutchouc). L'extrémité supérieure est fermée par un bouchon

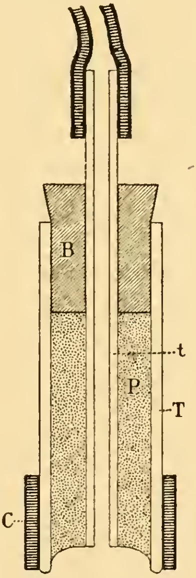


Fig. 1.

FIG 1. — *Pléthysmographe cérébral. Coupe, grandeur naturelle.*

T, *tube de verre ;* C, *caoutchouc ;* B, *bouchon ;* t, *tube de verre relié supérieurement au tambour à levier ;* P, *paraffine remplissant l'espace nuisible de l'appareil.*

de caoutchouc *B*, traversé par le tube étroit *t* qui le relie à un tambour à levier de Marey (petit modèle construit par Rothe de Prague). Pour diminuer l'espace nuisible de l'appareil et le rendre plus sensible, on remplit de paraffine fondue *P*, la plus grande partie du tube de verre *T*, en ne laissant libre que son extrémité inférieure, ainsi que l'étroit canal central formé par le tube qui fait communiquer l'intérieur du crâne avec le tambour à levier. Cet appareil est facile à construire avec les éléments que l'on trouve dans tout laboratoire. Si son diamètre inférieur correspond exactement à celui du trépan employé, il s'applique hermétiquement au trou du crâne, et peut être enlevé ou placé instantanément. Les principales différences qu'il présente avec le tube employé par Salathé (voir la description de l'appareil de Salathé à la note de la page 68) sont les suivantes : sa surface de section est beaucoup plus grande, il n'est pas vissé dans le crâne, mais fixé à frottement, en outre il n'est pas rempli d'eau.

La boite crânienne, reliée comme il vient d'être dit au tambour à levier, constitue un véritable *pléthysmographe cérébral* on appareil inscripteur des changements de volume du cerveau, (ou plutôt du contenu de la cavité céphalo-rachidienne). La plume de l'appareil monte ou descend suivant que l'afflux de sang par les artères dépasse l'écoulement par les veines, ou lui est inférieur. Il est essentiel de ne pas confondre, comme on le fait trop souvent, la courbe pléthysmographique du cerveau (ou de tout autre organe) avec la courbe sphygmographique des artères afférentes de l'organe. La courbe pléthysmographique du cerveau exprime à chaque instant la différence entre l'entrée et la sortie du sang de la cavité céphalo-rachidienne, elle ne correspond pas nécessairement aux variations pulsatiles dans le diamètre des vaisseaux artériels. Les pulsations des artères ne modifieront la courbe pléthysmographique, que si elles correspondent à des différences entre l'entrée et la sortie du sang. Si pour une raison quelconque, les pulsations des carotides et des vertébrales coïncidaient avec des pulsations semblables du courant sanguin efférent, leur effet s'annulerait et la courbe pléthysmographique n'en porterait aucune trace. Il n'y a donc pas nécessairement identité entre le pouls des organes et celui des artères. Quant à vouloir chercher dans les différentes inflexions de la pulsation d'un organe, inscrite au moyen du pléthysmographe, la trace de la dilatation pulsatile successive des artères, des artérioles puis des capillaires de l'organe, comme l'ont fait différents physiologistes en renom, c'est à mon avis un véritable non sens (1).

Il doit être par conséquent bien entendu que le degré d'élévation du graphique au-dessus de l'abscisse à un moment donné, correspond au volume, au degré d'expansion du cerveau, c'est-à-dire à la quantité de sang contenue dans les vaisseaux de l'organe ou plus exactement dans la cavité qui loge l'organe. L'allure de la courbe, sa marche ascendante ou descendante correspond aux variations de ce volume, c'est-à-dire à la différence entre l'entrée et la sortie du sang de la cavité céphalo-rachidienne.

Le style du tambour à levier du pléthysmographe cérébral inscrit sa courbe sur le papier enfumé du kymographe de Ludwig ; on prend également un tracé du temps (horloge à secondes, signal électrique inscrivant les centièmes de seconde), et s'il y a lieu un graphique de pression artérielle (sphygmoscope de Marey, manomètre à mercure de Ludwig), de choc du cœur ou de respiration (cardiographe, pneumographe, sonde œsophagienne).

Le cerveau du chien présente comme celui de l'homme trois sortes de mouvements périodiques correspondant respectivement aux battements du cœur, aux mouvements respiratoires et aux périodes vaso-motrices. Nous passerons successivement en revue les oscillations cérébrales d'origine cardiaque, respiratoire et vaso-motrice.

---

(1) Voir à ce sujet les réflexions très-judicieuses de Mays, p. 131 et suiv. de l'article cité précédemment. Voir aussi :

Fick. *Untersuchungen aus d. physiolog. Laborat. d. Züricher Hochschule.* Hft. I, p. 51 et suivantes.

CHAPITRE II.

PULSATIONS CÉRÉBRALES D'ORIGINE CARDIAQUE.

§ II. — *Analyse du graphique de la pulsation cérébrale.* — La pulsation cardiaque se propage au cerveau à la fois par les artères et par les veines. Le tracé du pouls cérébral montre des ondulations d'origine artérielle et des ondulations d'origine veineuse.

§ III. — *Ondulations artérielles du tracé cérébral.* — *a*, ondulation correspondant à la pulsation principale de la carotide, sur laquelle elle ne retarde que d'un centième de seconde. L'ondulation *a* peut se dédoubler et même se décomposer en trois sommets *a*, *a'*, *a''*. *d*, ondulation dicrote présentant son sommet 25 centièmes de seconde après *a*. *e*, ondulation élastique. Le début de la contraction ventriculaire avance de 10 centièmes de seconde environ sur le début de *a*.

§ IV. — *Ondulations veineuses du tracé cérébral.* — *v*, ondulation correspondant au pouls veineux positif des jugulaires et à la systole auriculaire. L'ondulation *v* persiste, tandis que les ondulations artérielles disparaissent, quand on provoque l'inertie des ventricules, les oreillettes continuant à battre. L'ondulation *v* se propage plus lentement que les ondulations artérielles *a* et *d*. La fin de la systole auriculaire et le début de l'ondée aortique sont séparés, au niveau du cœur, par un intervalle appréciable. Au niveau du cerveau, l'intervalle entre *v* et *a* a disparu, le début de la pulsation artérielle *a* a rattrapé la fin de la pulsation veineuse *v*. Importance très-variable de *v*. La pulsation *v* peut être précédée d'une partie ascendante du graphique, correspondant à la réplétion progressive de l'oreillette droite et des veines jugulaires et rachidiennes, pendant la diastole auriculaire. La pulsation dicrote *d* peut être suivie d'une dépression *n*, correspondant au pouls négatif des jugulaires.

Le tracé cérébral représente une combinaison du tracé de la pulsation des jugulaires, avec celui de la pulsation des carotides. Réalité de la pulsation veineuse normale.

§ V. — *Pouls cérébral tricuspide.* — Le tracé cérébral présente au moins trois formes différentes de pouls tricuspide, chez le chien.

La première forme de pouls tricuspide résulte du dédoublement de la pulsation principale *a*. Les trois sommets sont représentés par *a*, *a''* et *d*.

La deuxième forme résulte de l'exagération de la pulsation veineuse *v*. Les trois sommets correspondent à *v*, *a* et *d*.

La troisième forme résulte de l'exagération de l'ondulation élastique *e*. Les trois sommets correspondent à *a*, *d* et *e*.

§ II. — *Analyse du graphique de la pulsation cérébrale.* — Les oscillations les plus fréquentes du tracé cérébral, correspondent manifestement aux pulsations du cœur. Or, les communications anatomiques entre le cœur et la cavité céphalo-rachidienne sont doubles : il y a la voie veineuse et la voie artérielle, par lesquelles les battements du cœur peuvent agir sur le cerveau. *A priori*, on peut donc concevoir une propagation de la pulsation de l'oreillette droite par les veines rachidiennes et cérébrales (pouls veineux), et une propagation de la systole du ventricule gauche par les artères (pouls artériel). Il est assez étrange que tous ceux qui se sont livrés à l'étude graphique du pouls cérébral dans ces derniers temps, aient complétement méconnu l'existence du facteur d'origine veineuse, et aient attribué le soulèvement cérébral d'origine cardiaque à la seule pulsation artérielle. Ils n'auraient sans doute pas cómmis cette erreur, s'ils avaient expérimenté sur le chien.

Les graphiques de pulsations cérébrales du chien, surtout ceux qui correspondent aux pulsations très rares de la phase d'expiration, permettent de discerner nettement une ou plusieurs ondulations d'origine artérielle (pouls artériel du cerveau), et une ou plusieurs ondulations d'origine veineuse (pouls veineux du cerveau). Les ondulations d'origine veineuse précèdent ou suivent immédiatement celles d'origine artérielle : pour les observer à l'état de pureté, il faut donc s'adresser à des graphiques où les pulsations d'origine artérielle sont espacées suffisamment pour permettre aux autres de s'intercaler dans leur intervalle (phase d'expiration). Si l'on s'adresse aux pulsations fréquentes de la phase d'inspiration, les oscillations veineuses qui précèdent ou suivent une pulsation artérielle, empiéteront plus ou moins sur les deux pulsations artérielles voisines, et il en résultera un tracé plus difficile à déchiffrer. Enfin si l'on opère sur un animal dont le rythme cardiaque est fort accéléré (atropine, saignée, fièvre, section des pneumogastriques), il sera impossible de discerner les pulsations veineuses du cerveau. Dans l'analyse que nous allons entreprendre du graphique de la pulsation cérébrale, nous passerons successivement en revue les ondulations d'origine artérielle et celles d'origine veineuse.

§ III. — *Ondulations artérielles du tracé cérébral.* — La forme de la pulsation cérébrale est des plus variée et diffère parfois notablement de celle de la pulsation carotidienne. Aussi n'est-il pas toujours facile de déterminer quelles sont, dans le tracé cérébral, les inflexions d'origine artérielle. Dans cette étude, il faut prendre comme point de départ, ceux des graphiques de pulsation cérébrale ressemblant suffisamment aux tracés de pouls carotidien, pour qu'il ne puisse y avoir aucun doute sur leur interprétation. Le nº 1 de la figure 2 nous

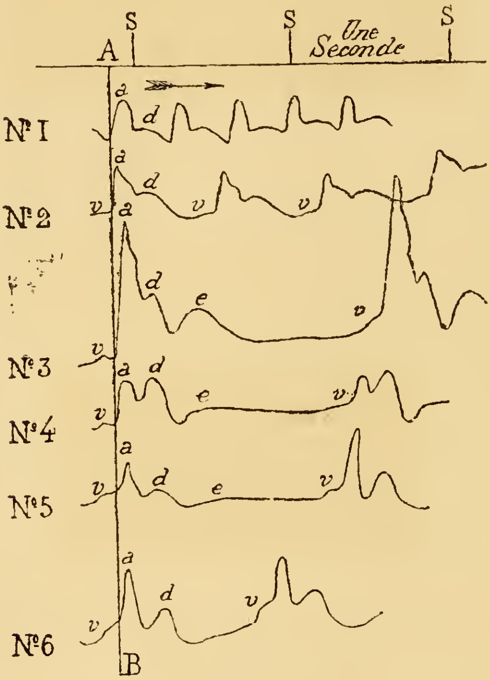


Fig. 2. — *Quelques formes de pouls cérébral du chien.*

Les différents graphiques sont dessinés à la chambre claire de Braune. Le grossissement a été choisi dans chaque cas de manière que le graphique de temps, qui se trouve en haut de la figure, fût applicable à tous les tracés. La ligne verticale A B *correspond au début de la pulsation carotidienne.* a *représente donc la pulsation principale d'origine artérielle;* d, *ondulation dicrote d'origine artérielle;* e, *ondulation élastique;* v, *ondulation d'origine veineuse correspondant à la systole de l'oreillette droite.*

L'ondulation veineuse v *ne manque que sur le tracé nº 1. Le tracé nº 1 correspond à un rythme cardiaque très accéléré sous l'influence de l'atropine.*

montre un exemple de ce genre. On y reconnait nettement la pulsation artérielle principale *a* et la pulsation secondaire ou dicrote *d*. Si l'on prend en même temps un graphique de pression carotidienne, on pourra s'assurer de la correspondance exacte des deux tracés. Le manomètre ordinaire à mercure ne peut servir ici pour enregistrer le pouls carotidien : l'inertie de la masse de mercure en mouvement, déforme le graphique, et ne se prête pas à l'inscription instantanée. Après divers essais faits avec les manomètres élastiques de Fick, de Tatin et avec le sphygmoscope de Marey, je me suis arrêté à l'emploi de ce dernier instrument. Les indications du sphygmoscope dont je me suis servi, m'ont paru irréprochables.

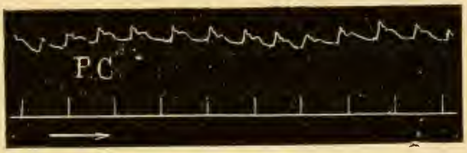


FIG. 3. — P C. *Pouls cérébral du chien semblable au pouls artériel. (Voir fig. 2 n° 2). Horloge à secondes.*

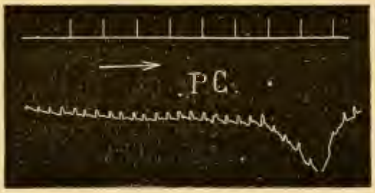


FIG. 4. — P C. *Pouls cérébral du chien très accéléré (atropine). Forme analogue à celle du pouls artériel. (Voir fig. 2 n° 1).*

Le début de la pulsation cérébrale coïncide presque exactement avec le début de la pulsation carotidienne; le retard de la première sur la seconde ne dépasse guère un à deux centièmes de seconde. Aussi les repères des courbes cérébrales et artérielles paraissent coïncider absolument, si l'on a pris les deux graphiques sur un cylindre animé d'une vitesse de rotation peu considérable. Pour déterminer exactement l'intervalle qui sépare les débuts des deux pulsations, il faut donner au cylindre enregistreur sa plus grande vitesse, et inscrire simultanément au moyen du signal Marcel Deprez un graphique du temps divisé en centièmes de seconde. A cet effet, le signal est intercalé dans un circuit électrique passant par un diapason de cent vibrations doubles par seconde. (Diapason de 100 V. D. de Verdin.)

Le début de la pulsation carotidienne, reporté sur le graphique cérébral, constitue un point de repère précieux, qui permet toujours de discerner sur ce dernier graphique, l'ondulation principale d'origine artérielle *a*. Cette ondulation principale *a* présente une ascension brusque, d'une durée fort courte; sa portion descendante au contraire est plus ou moins inclinée. Cette portion descendante pourra montrer les mêmes détails que ceux décrits par les auteurs sur le tracé sphygmographique du pouls artériel. Les n^os^ 2 et 3 de la figure 2, nous en offrent des exemples. L'ondulation désignée par Moens et Heynsius et par Mosso par la lettre *S* s'y retrouve plus ou moins nettement. Dans certains cas, cette ondulation *S* dépasse en hauteur le premier sommet de *a*. Il en résulte que le pouls cérébral présente alors la forme à laquelle Mosso a donné le

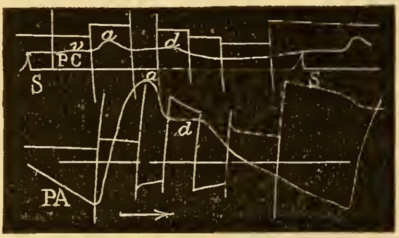


FIG. 5. — *Inscription simultanée du pouls cérébral,* P C, *du temps en secondes,* S S, *et du pouls artériel de la carotide,* P A *(sphygmoscope).*
v, *pulsation cérébrale d'origine veineuse;* a, *pulsation artérielle principale;* d, *pulsation veineuse dicrote; de* S *en* S, *une seconde.*

nom de *Polso tricuspidale* ou pouls tricuspide. (Voir n° 1, fig. 19.) Enfin dans d'autres cas, l'ondulation *a* peut présenter trois sommets *a*, *a'*, *a''* (voir plus loin le pouls cérébral du jeune Erpicum, dans l'article sur les mouvements du cerveau de l'homme).

La position de l'ondulation dicrote *d* se détermine facilement sur le tracé du cerveau. En effet le sommet de cette onde se produit presque exactement un quart de seconde après le début de l'ondulation *a*. On retrouve donc facilement *d* en mesurant au compas, à partir du début de *a*, une longueur correspondant à 25 centièmes de seconde. L'ondulation dicrote *d* ne manque sur aucun des graphiques recueillis par moi : son importance par rapport à *a* est des plus variables. Sur la plupart des tracés, la pulsation dicrote *d* se trouve sur la ligne de descente du tracé, son sommet atteint par conséquent alors un niveau moins élevé que celui de *a*. (Voir fig. 2, n^{os} 1, 2, 3, 5 et 6). Dans quelques cas cependant, le rebondissement du pouls cérébral artériel est si marqué, que l'ondulation *d* atteint la hauteur de l'ondulation *a*. Le n° 4 de la figure 2 nous en montre un exemple. Le n° 3 de la figure 19 présente même une ondulation dicrote *d* dépassant notablement l'ondulation *a*. Il en résulte une forme spéciale de pouls tricuspide.

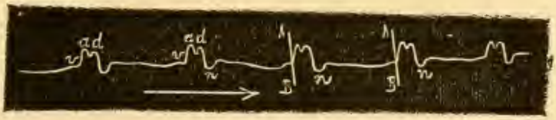


FIG. 6. — *Forme de pouls cérébral du chien, présentant une ondulation dicrote* d *égale à l'ondulation principale* a.
v, *ondulation veineuse ;* n, *ondulation négative.*
A B, *repère correspondant au début de la pulsation carotidienne.*

Lorsque les pulsations sont fort lentes, on peut observer sur le graphique une ou plusieurs oscillations qui suivent l'ondulation *d*. Elles correspondent probablement aux oscillations artérielles dites élastiques. Elles sont désignées par la lettre *e* sur les tracés n° 3, 4 et 5 de la figure 2. L'ondulation élastique est alors d'ordinaire séparée de l'ondulation dicrote *d* par une dépression de la courbe, par une onde négative *n*, qui me paraît d'origine veineuse. Il en sera question plus loin.

Nous avons vu que le pouls cérébral retarde au plus d'un centième de seconde sur le pouls carotidien. Il est clair que le retard sera bien plus considérable, si l'on prend comme point de départ le début de la pulsation du ventricule gauche. Le retard atteint alors 10 (et même 12) centièmes de seconde.

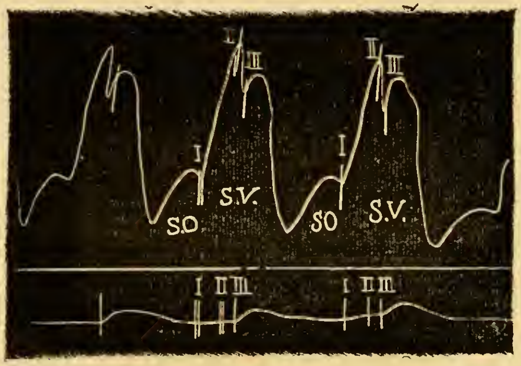


Fig. 7. — *Retard du pouls cérébral sur le début de la systole ventriculaire.* (*Explorateur à coquille appliqué directement sur le cœur*).

En haut, tracé du ventricule. SO, *systole de l'oreillette ;* SV. *systole du ventricule.*

I à II, 6 centièmes de seconde ; de II à III, 4 centièmes de seconde.

En bas, tracé du cerveau, avec repères correspondant à ceux du tracé du ventricule.

Cette durée de 10 centièmes de seconde ne correspond pas toute entière au transport de l'onde artérielle du cœur au cerveau. En effet, il faut tenir compte du retard qui existe entre le début de la systole du ventricule, et la pénétration du sang dans l'aorte. Ce retard qui dans l'expérience de la figure 7 est égal à 6 centièmes de seconde, est employé par le ventricule à atteindre le degré de pression intérieure suffisant pour vaincre la pression du sang dans l'aorte. Le temps nécessaire à la propagation de l'onde artérielle du cœur à la base du cerveau, serait donc de 10 — 6 = 4 centièmes de seconde environ En admettant que cette distance soit de 30 centimètres, cela nous donnerait une vitesse de 7^{m}50 par seconde pour la propagation de l'onde artérielle. Ce chiffre de vitesse ne s'éloigne pas beaucoup de ceux qui sont considérés comme classiques. Nous verrons que l'onde veineuse se propage plus lentement.

J'ai employé différents procédés, pour enregistrer la pulsation du ventricule gauche, et déterminer ainsi le retard du pouls cérébral. Le procédé le plus exact consiste à ouvrir la poitrine, et à appliquer directement sur le cœur l'explorateur à coquille de Marey, relié à un tambour à levier. C'est de cette façon qu'a été obtenu le tracé de la figure 7. J'ai effectué également l'inscription du choc du cœur au moyen du cardiographe appliqué à l'extérieur de la poitrine. La figure 8 en donne un exemple.

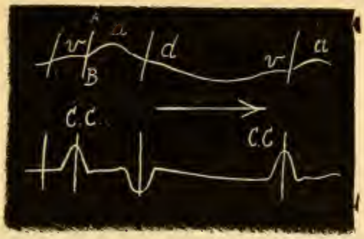


Fig. 8. — *Retard du pouls cérébral sur le début du choc du cœur.* v a d, *tracé cérébral;* v, *pulsation veineuse;* a *et* d, *ondulations artérielles.* A B, *repère correspondant au début de la pulsation carotidienne.* C C, *choc du cœur.*

Enfin dans quelques cas j'ai eu recours à l'emploi d'une sonde munie d'une ampoule exploratrice, poussée dans l'œsophage, jusqu'à l'entrée de la poitrine. La sonde œsophagienne est reliée à un tambour à levier, et trace une courbe dans laquelle on reconnaît les mouvements respiratoires ainsi que les pulsations cardiaques. La figure 9 reproduit un de ces tracés.

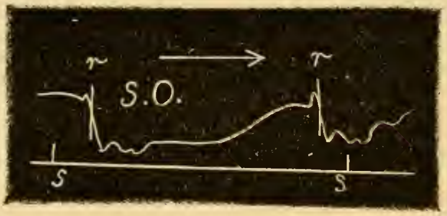


Fig. 9. — *Tracé de la pulsation cardiaque obtenu au moyen d'une sonde œsophagienne reliée à un tambour à levier de Marey.*

S O, *tracé de la sonde œsophagienne. Le repère* r *correspond au début de a pulsation cérébrale.*

S S, *tracé de l'horloge à secondes.*

§ IV. — *Ondulations veineuses du tracé cérébral.* — Lorsque les pulsations du cœur sont suffisamment lentes, le graphique cérébral montre toujours une ondulation plus ou moins marquée, précédant immédiatement la pulsation principale d'origine artérielle *a*. Cette ondulation est désignée par la lettre *v* sur la figure 2 et les suivantes. Comme le tracé du pouls carotidien ne montre aucun indice d'ondulation semblable, et qu'il présente au contraire sa partie la plus déclive à la place que devrait occuper cette saillie, il est clair qu'elle ne peut être d'origine artérielle. Si ce n'est pas par la voie artérielle que cette pulsation du cœur est transmise au cerveau, ce ne peut être que par la voie veineuse. Dans ce cas, la pulsation en question correspond à la propagation par les veines, du pouls positif dû à la systole de l'oreillette droite.

Une démonstration péremptoire de cette interprétation consisterait à supprimer toute communication veineuse entre la tête et la poitrine, sans interrompre la circulation artérielle : on devrait dans ce cas voir disparaître l'ondulation *v* d'origine veineuse, tandis que les ondulations *a* et *d* d'origine artérielle persisteraient. La ligature des jugulaires internes et externes ne peut servir à résoudre la question; cette ligature ne supprime pas l'ondulation *v*, mais elle n'exerce que fort peu d'influence sur le tracé cérébral. Ceci nous prouve uniquement que les voies de retour ouvertes au sang veineux de la cavité céphalo-rachidienne, sont si larges et si nombreuses, que l'écoulement n'est pas sensiblement influencé par l'occlusion de quelques unes de ces voies.

Pour arrêter la circulation veineuse dans la tête, il faut lier ou comprimer la veine cave supérieure (veine cave *antérieure*, puisqu'il s'agit d'un quadrupède). J'ai exécuté cette opération au moyen d'un procédé nouveau qui sera décrit plus loin. Un crochet dont le manche se trouve en dehors de la poitrine, pénètre dans cette cavité et embrasse la circonférence de la veine cave. A un moment donné, on soulève brusquement le crochet, de manière à arrêter toute circulation veineuse et à accumuler le sang en amont de l'endroit comprimé. La circulation artérielle n'en est pas affectée immédiatement d'une façon notable; au début la pression baisse fort peu dans la carotide. En effet, le cœur reçoit encore tout l'afflux de la veine cave inférieure (veine cave postérieure), la circulation veineuse seule se trouve donc arrêtée dans la tête. Malheureusement l'expérience, exécutée de cette façon, ne fournit pas de graphiques de pulsations cérébrales utilisables pour la question qui nous occupe. Dès qu'on comprime la veine cave antérieure, le sang s'accumule avec rapidité dans la cavité céphalo-rachidienne, et la plume du pléthysmographe cérébral trace une courbe à ascension tellement raide, qu'il est impossible d'y discerner la présence ou l'absence de l'ondulation qui nous occupe. En outre les pulsations se marquent de moins en moins sur le tracé et deviennent irrégulières.

L'expérience inverse, consistant à supprimer l'action du ventricule gauche en conservant celle de l'oreillette droite, peut au contraire fournir la démonstration cherchée. Sur un chien dont la poitrine est ouverte et le cœur mis à nu, on excite mécaniquement ou électriquement la face antérieure des ventricules. Si l'excitation est suffisante, le cœur cesse de battre; les muscles des ventricules ne sont cependant pas paralysés; on aperçoit sur toute leur surface, des contractions fibrillaires, oscillatoires, irrégulières, ne se groupant plus de manière à former de véritables pulsations. Dans ces conditions les valvules sigmoïdes de l'aorte restent fermées, et de nouvelles ondées sanguines ne viennent plus s'ajouter au contenu des artères : les pulsations de ces vaisseaux disparaissent. L'arrêt du cœur est définitif et l'animal ne tarde pas à mourir (1).

Le plus souvent, l'arrêt du cœur est total, d'autrefois les ventricules seuls cessent de battre, tandis que les pulsations des oreillettes persistent pendant plusieurs minutes. Alors se trouve réalisée la condition de la suppression de l'action du ventricule gauche, sans interruption des pulsations de l'oreillette droite. Dans ce cas, la cerveau continue à battre. A chaque systole auriculaire, le graphique cérébral montre une petite inflexion, entièrement semblable au soulèvement *v* des tracés de la figure 2. Seules les pulsations d'origine artérielle ont disparu. Cette expérience doit lever tous les doutes sur la possibilité de la propagation de la pulsation auriculaire jusqu'aux veines de la cavité céphalo-rachidienne.

On peut d'ailleurs démontrer d'une autre façon, la facilité avec laquelle les ondulations nées dans l'oreillette droite, influencent la courbe pléthysmographique du cerveau. On ouvre la poitrine chez un chien que l'on vient de sacrifier; le pléthysmographe cérébral est fixé dans le crâne. On comprime alors périodiquement l'oreillette droite entre les doigts, de façon à imiter le jeu normal des systoles auriculaires. A chacune de ces systoles artificielles, correspond un léger soulèvement du cerveau.

---

(1) Certaines parties du cœur sont extraordinairement sensibles à l'excitant électrique. Il m'est arrivé d'arrêter le cœur, et de tuer par conséquent l'animal, en employant des chocs d'induction tellement faibles (appareil à traineau de du Bois-Reymond), que les électrodes excitatrices appliquées au bout de la langue, provoquaient seulement une sensation de léger picotement nullement désagréable. On peut se demander, si dans certains cas, la mort qui survient chez l'homme ou les animaux, par l'action foudroyante de l'électricité à haute tension, n'est pas due à un arrêt du cœur produit de cette façon.

La même expérience peut servir à déterminer la vitesse de l'onde veineuse dans son mouvement de translation du cœur au cerveau. On comprime l'oreillette droite, en appuyant brusquement contre sa paroi l'explorateur à coquille relié à un tambour à levier. La courbe de ce choc s'inscrit en dessous de celle du pléthysmographe cérébral, sur le cylindre animé de sa grande vitesse de rotation. On inscrit en même temps les centièmes de seconde et l'on prend des repères correspondant aux débuts des deux courbes. On constate alors un retard de 6 centièmes de seconde environ, entre le début de la pulsation auriculaire et le début de la pulsation cérébrale.

Cette vitesse est plus faible que celle de la propagation de l'ondée artérielle. L'examen raisonné des tracés pléthysmographiques du cerveau conduit d'ailleurs à la même conclusion. Sur ces tracés, la pulsation artérielle *a* suit la pulsation veineuse *v* sans intervalle appréciable. Or, au niveau du cœur, la systole ventriculaire se produit, il est vrai, immédiatement après la systole auriculaire; mais il n'en est pas de même de l'origine de l'ondée aortique. Celle-ci retarde, comme nous l'avons vu, de plusieurs centièmes de seconde sur le début de la systole ventriculaire et par conséquent sur la fin de la systole auriculaire. Les deux phénomènes, fin de la systole auriculaire et début de l'ondée artérielle, sont séparés au niveau du cœur par un intervalle appréciable. Au niveau du cerveau, l'intervalle a disparu, le début de la pulsation artérielle a rattrapé la fin de la pulsation veineuse. Ces deux pulsations ont donc cheminé avec des vitesses inégales.

Dans certains cas, la pulsation artérielle *a* arrive au cerveau avant la fin de *v* : *v* se combine alors en partie avec l'ascension initiale de *a*, le pouls cérébral devient anacrote.

L'importance de la pulsation *v* sur le graphique de pulsation du cerveau est des plus variables. J'ai déjà dit qu'on ne la retrouve pas quand les pulsations sont très-rapides (section des pneumogastriques). Parfois c'est une ondulation peu marquée : dans ce cas le dessinateur chargé de reproduire le tracé omettra cette ondulation, à moins que son attention n'ait été spécialement dirigée sur ce point (fig. 10 et 11).

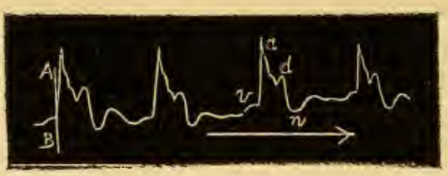


FIG. 10.

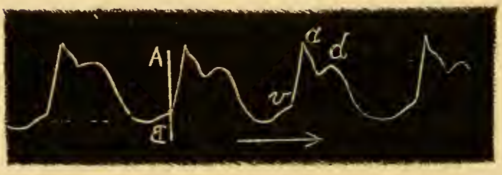


FIG. 11.

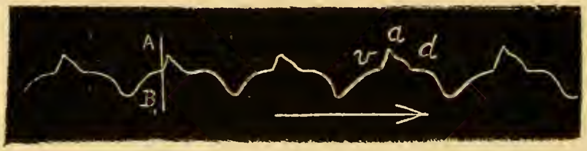


FIG. 12.

FIG. 10, 11, 12. — *Différentes formes de pouls cérébral du chien.*
A B, *repère correspondant au début de la pulsation carotidienne.*
v, *oscillation veineuse correspondant à la systole auriculaire ;*
a, *oscillation artérielle principale ;*
d, *oscillation artérielle dicrote ;*
n, *oscillation négative (d'origine veineuse ?).*

D'autrefois son importance équivaut à celle de l'ondulation dicrote. Le sommet *a* se trouve alors encadré entre deux sommets analogues *v* et *d*. Il en résulte une variété de pouls tricuspide assez fréquente chez le chien. Je l'ai rencontrée chez plus du quart des animaux sur lesquels j'ai expérimenté (fig. 12 et 13).

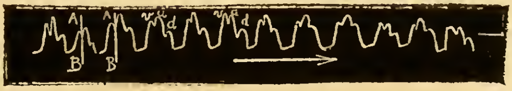


Fig. 13. — *Pouls cérébral tricuspide.*
A B, *repère correspondant au début de la pulsation carotidienne ;*
v, *oscillation veineuse ;*
a, *oscillation artérielle principale ;*
d, *oscillation artérielle dicrote.*

D'autrefois enfin l'ondulation v est la plus élevée, et le pouls cérébral simule un pouls artériel, tout en ayant une signification très-différente.

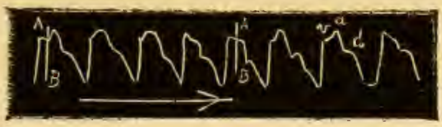


Fig. 14. — *Pouls cérébral du chien.*
A B, *repère correspondant au début de la pulsation carotidienne ;*
v, *oscillation veineuse ;*
a, *oscillation artérielle principale ;*
d, *oscillation artérielle dicrote.*

Dans ce cas, il faut absolument recourir à l'inscription simultanée du pouls carotidien, pour interpréter convenablement le pouls du cerveau. La figure 14 nous montre cette forme singulière, ainsi que la transition entre elle et la forme tricuspide.

Sur beaucoup de graphiques, l'ondulation veineuse v est précédée par une portion de courbe oblique, légèrement ascendante ; en d'autres termes le tracé cérébral après avoir présenté le rebondissement du dicrotisme (d) ne continue pas à décliner, mais atteint immédiatement son point le plus déclive ; de là il se relève pour monter graduellement jusqu'à v, au début de la pulsation suivante. Le n° 6 de la figure 2 et les tracés des figures 12, 15, 19 (n° 2), 22 et 23, correspondant à des pulsations lentes, montrent plus ou moins bien le détail en question.

La signification de ce soulèvement n'est pas douteuse pour moi. Comme on ne saurait lui assigner une origine artérielle, c'est au pouls veineux qu'il faut attribuer sa production. L'ascension graduelle de la courbe dans l'intervalle entre deux pulsations, me paraît en rapport avec la réplétion progressive de l'oreillette droite et des veines jugulaires et rachidiennes, pendant la diastole auriculaire. Le tracé du pouls veineux des

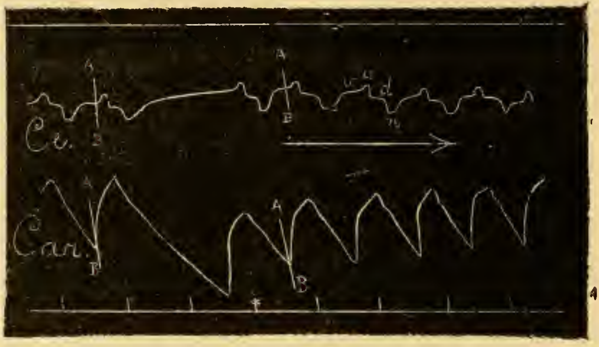


FIG. 15. — *Pouls cérébral du chien présentant une ondulation négative* n, *(d'origine veineuse?) très marquée.*

Ce. *Tracé du cerveau.* v, *oscillation veineuse;* a *et* d, *oscillations artérielles;* n, *oscillation négative.*

Car. *Tracé de la carotide (ce dernier tracé n'a pas été reproduit très exactement).*

A B, *repère correspondant au début de la pulsation carotidienne.*

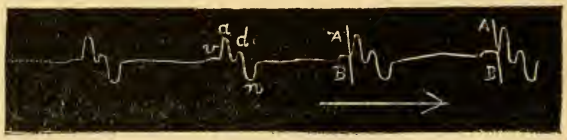


FIG. 16. — *Pouls cérébral du chien.*

v, *ondulation veineuse;*

a *et* d, *ondulations artérielles;*

n, *ondulation négative.*

A B, *repère correspondant au début de la pulsation carotidienne.*

jugulaires présente la même portion ascendante, précédant immédiatement la systole de l'oreillette droite. (Voir plus loin figures 17 et 18.)

Il arrive assez souvent que la partie la plus déclive du tracé cérébral, c'est-à-dire celle qui suit immédiatement l'ondulation dicrote, présente une dépression plus ou moins brusque, un vrai pouls négatif *n*. (Voir fig. 2, nº 3, 4 et 5 entre *d* et *e*, et fig. 10, 15 et 16). C'est encore au pouls négatif des jugulaires qu'il faut l'attribuer, selon moi. Le pouls négatif des jugulaires survient après la systole du ventricule gauche : si l'on tient compte de la lenteur relative du transport des ondulations d'origine veineuse, la position de l'onde négative sur la courbe cérébrale correspond assez bien comme temps au début de la diastole ventriculaire.

* * *

Certains détails de la pulsation cérébrale sont par conséquent dûs à l'action du pouls veineux.

Cette affirmation aurait semblé paradoxale il y a quelques années à une époque où physiologistes et cliniciens étaient d'accord pour admettre avec Bamberger (1) et Geigel (2), que le pouls veineux est un phénomène pathologique, et qu'on l'observe uniquement dans les cas d'insuffisance tricuspide, ou tout au moins d'insuffisance des valvules veineuses. D'ailleurs beaucoup de cliniciens partagent encore aujourd'hui cette manière de voir.

Cependant Potain (3), Mosso (4), Riegel (5), François-Franck (6) ont démontré chez l'homme l'existence constante ou tout au moins très-fréquente du pouls veineux jugulaire, en dehors de toute lésion cardiaque ou vasculaire. Gottwalt (1) constata que les pulsations cardiaques se propagent normalement chez le chien et le lapin dans toutes les grosses veines qui aboutissent au cœur. Dans la jugulaire externe, il s'étend d'ordinaire jusqu'à la tête.

---

(1) Bamberger. *Arch. f. pathol. Anatomie*, IX, 1856, p. 345.

(2) Geigel. *Würzburger medic. Zeitschrift*, 1863, p. 332.

(3) Potain. *Mém. soc. méd. des hôpitaux*, 1868.

(4) Mosso. *Die Diagnostik des Pulses*. Leipzig, 1879.

(5) Riegel. *Berliner klinische Wochenschrift*, nº 18, 1881. — *Deutsches Archiv. für klinische Medicin*, XXXI, p. 1 et p. 471, 1882.

6) François-Franck. *Gazette hebdomadaire de médecine et de chirurgie*. Mai-Avril, 1882.

Mosso avait admis que le pouls veineux est purement négatif et consiste dans un affaissement des parois veineuses coïncidant avec la systole ventriculaire; il serait dû uniquement à l'augmentation du vide thoracique qui accompagne la déplétion du ventricule gauche. A ce moment le sang veineux est aspiré avec plus de force vers la poitrine, d'où affaissement de la jugulaire. Mosso attribue donc le pouls négatif de la jugulaire, à la même cause qui produit le mouvement dit *cardio-pneumatique*.

Les recherches récentes de Riegel, de Gottwalt et de François-Franck ont démontré l'inexactitude de cette explication exclusive. En effet, le pouls veineux se montre encore après l'ouverture de la poitrine, qui supprime et le vide thoracique et toute variation de ce vide. En outre le phénomène est plus complexe que ne le croyait Mosso. A chaque systole cardiaque, correspondent plusieurs soulèvements et affaissements successifs de la jugulaire. Il est bien entendu que les phases de soulèvement du pouls de la jugulaire, ne correspondent pas à des mouvements de véritable reflux du liquide sanguin, comme on pourrait être tenté de l'admettre à première vue. Il s'agit seulement d'arrêts momentanés ou de ralentissements dans l'écoulement du sang vers la poitrine. Ces variations dans la vitesse d'écoulement du sang vers le cœur, sont sous la dépendance directe des variations de pression qui se développent successivement dans l'intérieur de l'oreillette et du ventricule droits, à chaque révolution cardiaque.

---

(1) GOTTWALT. *Archiv. für die gesammte Physiologie*, XXV, p 1, 1882.

Riegel, Gottwalt et François-Franck sont d'accord pour admettre, que l'ondulation la plus marquée du pouls veineux, est un mouvement de soulèvement brusque, correspondant à la systole de l'oreillette droite; et que cette ondulation principale est suivie d'une longue période d'affaissement, interrompue par deux ou trois soulèvements peu importants; puis la courbe se relève graduellement pour se relier à la pulsation auriculaire suivante.

La figure 17 montre d'après François-Franck le schéma des rapports du pouls jugulaire normal avec les différents actes d'une révolution cardiaque.

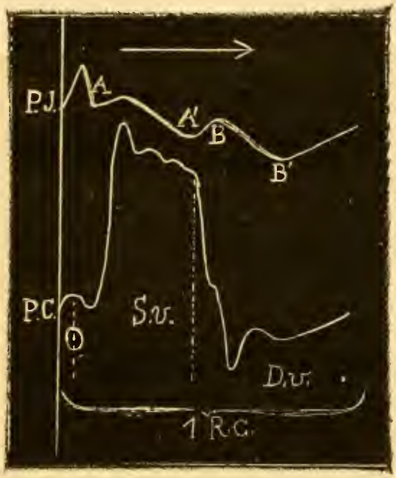


FIG. 17. — *Schéma des rapports du pouls jugulaire normal* P. J. *avec les différents actes d'une révolution cardiaque complète* P. C. *(d'après François-Franck)*.

Un premier soulèvement veineux se produit en même temps que la systole de l'oreillette O. *Le premier affaissement commence avec la diastole de l'oreillette et dure de* A *en* A' *sauf une légère interruption. Un second soulèvement* A' *peu important survient à la fin de la systole ventriculaire* S. V. *et est suivi d'un second affaissement* B B' *en rapport avec le début de la diastole ventriculaire* D. V.

Le point B' *le plus bas de la courbe veineuse* P. J. *se trouve donc après la fin de la systole ventriculaire.*

Si nous combinons à présent le tracé fourni par la jugulaire avec celui de la carotide, nous obtiendrons précisément le même tracé que celui du pléthysmographe cérébral. Le schéma de la figure 18 réalise cette combinaison. Ceci est un argument de plus en faveur de la thèse d'après laquelle la pulsation cérébrale résulte de la combinaison de la pulsation artérielle et de la pulsation veineuse.

Les variétés si nombreuses de pouls cérébral que nous avons rencontrées chez le chien, dépendent en grande partie de l'importance respective de l'influence veineuse et de l'influence artérielle. Cette importance respective est des plus variables d'un animal à l'autre. En outre la forme de la pulsation artérielle et celle de la pulsation veineuse varient notablement

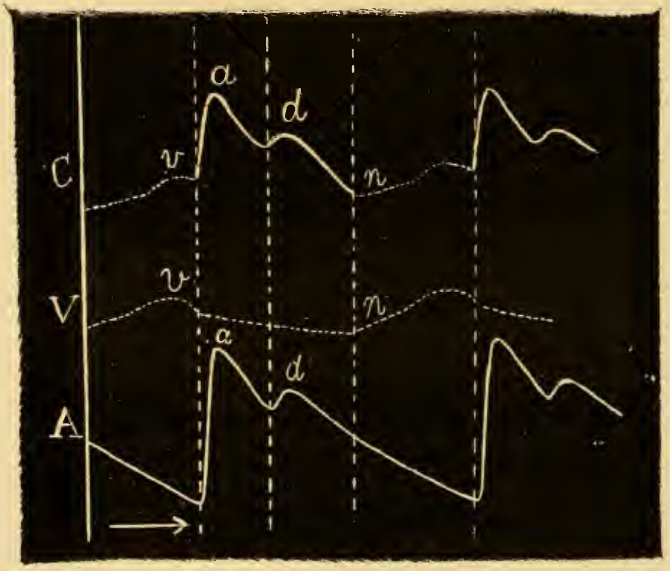


Fig. 18. — *Analyse du tracé pléthysmographique du cerveau. Schéma des rapports du pouls cérébral* C, *avec le pouls veineux* V *et avec le pouls artériel* A. *Les éléments d'origine artérielle* a *et* d *sont figurés en traits pleins sur le graphique cérébral,* C. *Les éléments d'origine veineuse* n *et* v *sont figurés en pointillé.*

V. *Tracé de la veine jugulaire.*

A. *Tracé de l'artère carotide.*

a, *pulsation artérielle principale;* d, *pulsation dicrote;* v, *ondulation veineuse due à la systole auriculaire;* n, *pouls négatif veineux.*

suivant les conditions physiologiques dans lesquelles se trouve le sujet de l'expérience. Il y a donc là un nouvel élément de diversité.

§ V. — *Pouls cérébral tricuspide.* — J'ai observé plusieurs fois la forme tricuspide de la pulsation cérébrale du chien, forme qui paraît si fréquente chez l'homme. En analysant

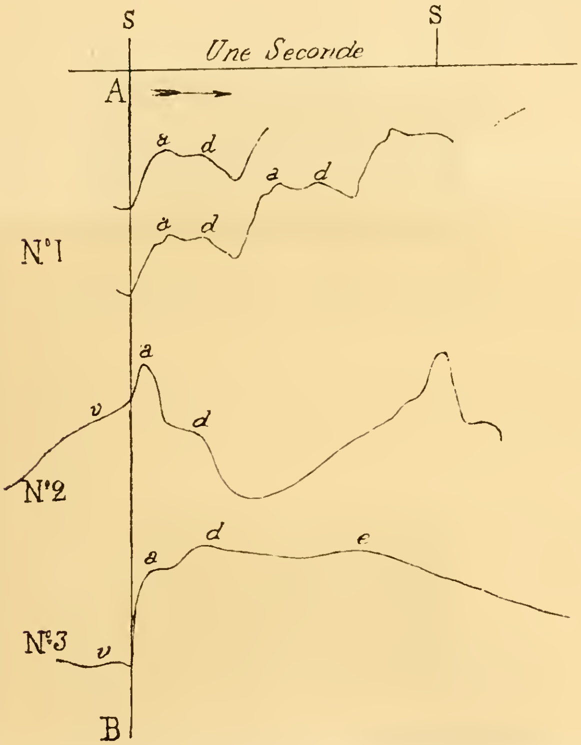


FIG. 19. — 1, 2, 3, *Trois formes de pouls tricuspide. Pouls cérébral du chien.*

Les différents graphiques sont dessinés à la chambre claire de Braune. Le grossissement a été choisi de manière que le graphique de temps qui se trouve en haut de la figure fût applicable à tous les tracés.

La ligne verticale A B *correspond au début de la pulsation carotidienne.*

a, *pulsation principale d'origine artérielle.*

d, *ondulation dicrote.*

e, *ondulation élastique.*

v, *ondulation veineuse.*

S *en* S, *longueur correspondant à la durée d'une seconde.*

soigneusement ces graphiques de pulsation tricuspide, au moyen de repères correspondant aux phases simultanées de la pulsation carotidienne, j'ai acquis la conviction que les différentes formes de pouls tricuspide du cerveau de chien ne sont nullement équivalentes. J'en ai distingué nettement trois.

Une première forme de pouls cérébral tricuspide provient du dédoublement de la pulsation principale d'origine artérielle *a*. Voir figure 19 nº 1 et figure 20. Les deux premiers sommets appartiennent donc à *a*, le second atteignant un niveau plus élevé que le premier. La troisième dentelure du graphique correspond au dicrotisme carotidien *d*. La pulsation veineuse *v* ne se voit pas ici à cause de l'accélération des pulsations cardiaques. Je n'ai rencontré cette forme que chez un seul animal et seulement pendant quelques instants. La figure 21 montre le passage du pouls cérébral ordinaire à cette variété de pouls tricuspide.

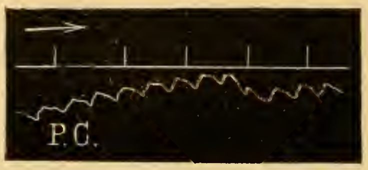


FIG. 20. — *Pouls cérébral tricuspide de la première variété (voir nº 1 fig. 19). Pulsations accélérées par l'atropine. Horloge à secondes.*

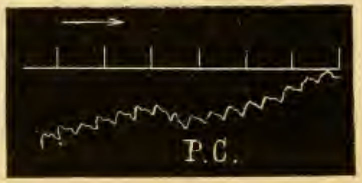


FIG. 21. — *Passage du pouls cérébral dicrote au pouls tricuspide (à partir de* P. C.). *Empoisonnement par l'atropine. Horloge à secondes.*

La deuxième forme de pouls tricuspide, la plus fréquente des trois chez le chien, se produit par l'exagération de la pulsation d'origine veineuse *v*, ou du soulèvement graduel qui précède *v*. Les trois sommets de la pulsation sont respectivement représentés par *v*, *a* et *d*. (Voir figures 2 (n^{os} 5 et 6), 8, 12, 13, 15, 19 (n° 2), 22 et 23).

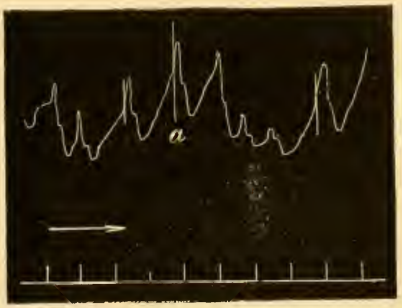


Fig. 22. — *Pouls cérébral tricuspide de la 2e variété. Le trait a correspond au début de la pulsation carotidienne. Voir figure 19 n° 2. Horloge à secondes.*

Enfin une troisième variété de pouls tricuspide, résulte de l'exagération de l'oscillation élastique *e*, et du développement de l'oscillation dicrote *d*. Les trois sommets de la pulsation correspondent respectivement à *a*, *d* et *e*. La pulsation d'origine veineuse *v*, peut être plus ou moins manifeste. J'ai

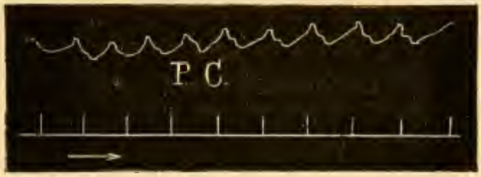


Fig. 23. — P C. *Pouls cérébral tricuspide de la 2e variété. Voir figure 19 n° 2. Horloge à secondes.*

rencontré cette forme singulière chez deux chiens. (Voir figures 19 (n° 3), 24 et 25).

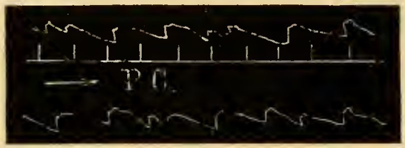


Fig. 24. — *Pouls cérébral tricuspide de la troisième variété. Secondes.*
Note. *Le graphique a été reproduit assez peu exactement.*

CHAPITRE III.

OSCILLATIONS RESPIRATOIRES DU TRACÉ CÉRÉBRAL.

§ VI. — L'affaissement inspiratoire du cerveau est dû principalement à l'aspiration veineuse vers le thorax. Chez le chien, l'influence artérielle tend à faire gonfler le cerveau pendant l'inspiration ; cette influence est d'ordinaire masquée par celle des veines. Exception à cette règle. Empoisonnement par l'atropine, ouverture de la poitrine, respiration artificielle; la suppression brusque de l'aspiration thoracique fait monter le graphique cérébral.

§ VI. — On sait depuis longtemps que chez l'homme, le cerveau s'affaisse pendant l'inspiration et s'élève au contraire pendant l'expiration. Ces oscillations, peu marquées pendant la respiration paisible, s'accentuent davantage quand la respiration devient laborieuse. Chez l'homme, deux facteurs contribuent à produire l'affaissement du cerveau pendant la phase d'inspiration : ces deux facteurs sont la baisse de la pression artérielle et l'aspiration veineuse vers le thorax. Il est impossible de faire ici la part de chacun de ces facteurs et de déterminer leur importance relative.

Chez le chien au contraire, les conditions sont des plus favorables : la pression artérielle ne baisse pas, mais augmente pendant l'inspiration; l'influence artérielle doit donc tendre à faire gonfler le cerveau, alors que l'influence veineuse tend à l'affaisser. En général c'est l'influence veineuse qui prédomine, le graphique descendant à l'inspiration pour remonter à l'expiration. Cependant il peut arriver qu'exceptionnellement l'influence artérielle l'emporte et que le graphique cérébral monte à l'inspiration pour présenter son point le plus déclive à l'expiration. La figure 25 nous en montre un exemple.

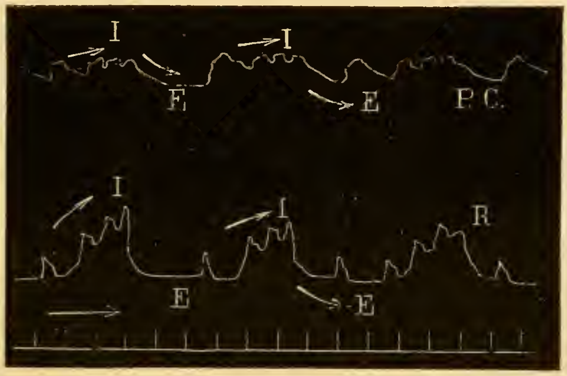


FIG. 25. — *Ondulations respiratoires de la courbe pléthysmographique du cerveau.*

Première ligne P. C. *Tracé du pouls cérébral inscrit au moyen du pléthysmographe. La courbe monte à l'inspiration* I, *descend à l'expiration* E, *(par exception).*

Deuxième ligne R. *Tracé de la respiration fourni par un cardiographe inscrivant en même temps le choc du cœur. La courbe monte à l'inspiration* I, *descend à l'expiration* E.

Troisième ligne. Tracé de l'horloge à secondes.

NOTE. *Ne pas attacher d'importance aux petits détails de la courbe que le graveur a reproduit peu exactement. L'ondulation* e *a notamment été omise.*

J'ai montré dans un travail précédent (1) que l'ascension inspiratoire de la pression artérielle était due chez le chien à l'accélération du rythme cardiaque qui se produit pendant cette phase de la respiration. J'ai signalé dans l'empoisonnement par l'atropine un moyen de modifier à volonté la marche de la pression sanguine, et de faire baisser cette pression pendant l'inspiration. Si l'on inscrit un graphique cérébral pendant l'empoisonnement par l'atropine, on constatera que cette fois, le cerveau s'affaisse régulièrement et notablement à chaque inspiration. C'est qu'ici les deux facteurs à considérer, la pression artérielle et l'aspiration veineuse, accumulent leurs effets au lieu de se contrarier mutuellement.

---

(1) *Archives de Biologie*, vol. III, p. 55, 1882.

La section des pneumogastriques, la saignée ou la fièvre produisent le même effet.

Dans une de mes expériences d'empoisonnement par l'atropine, les oscillations respiratoires disparurent complétement du tracé de la pression artérielle. Le tracé pléthysmographique du cerveau les montre au contraire de la façon la plus manifeste (voir fig. 26). Ici les variations respiratoires sont uniquement

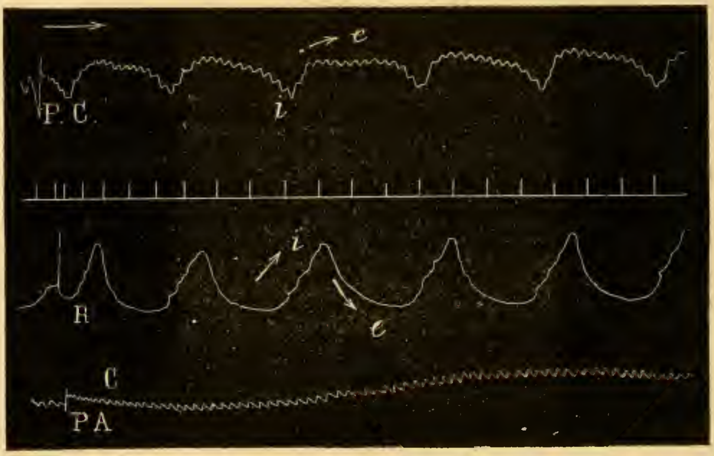


FIG. 26. — *Ondulations respiratoires du tracé pléthysmographique du cerveau chez un chien empoisonné par l'atropine.*

Première ligne. P. C. *Tracé des pulsations cérébrales. La courbe descend à l'inspiration* i, *pour remonter à l'expiration* e.

Deuxième ligne. Tracé de l'horloge à secondes.

Troisième ligne. R. *Tracé respiratoire inscrit au moyen du cardiographe. La courbe monte à l'inspiration* i, *descend à l'expiration* e.

Quatrième ligne. P. A. C. *Tracé de pression artérielle (carotide gauche) inscrit au moyen du manomètre à mercure de Ludwig. Les oscillations respiratoires font par exception défaut sur ce tracé.*

d'origine veineuse et dues à l'exagération de l'aspiration thoracique.

C'est bien par suite des variations dans la valeur de la pression intra-thoracique que les mouvements respiratoires produisent les oscillations cérébrales dont nous nous occupons. Si l'on ouvre largement la poitrine de manière à supprimer l'influence aspiratrice que l'inspiration exerce sur la circulation veineuse, on n'observe plus l'affaissement du tracé cérébral pendant cette phase de la respiration. Tout au contraire, le tracé se relève plutôt légèrement à chaque contraction du diaphragme exécutée par l'animal. Il est probable que la contraction des muscles inspiratoires provoque alors la compression de quelque veine communiquant avec la cavité céphalo-rachidienne.

Si l'on pratique la respiration artificielle, la poitrine étant fermée, on voit le cerveau se soulever à chaque insufflation pour s'affaisser dans l'intervalle entre deux insufflations, comme l'ont montré les expériences de Salathé, Mosso, etc. J'ai constaté qu'il en est de même lorsque la poitrine a été largement ouverte, le cerveau se soulève également à chaque insufflation.

Tout effort de l'animal et en général tout obstacle à la circulation de retour de la cavité céphalo-rachidienne, provoque également l'ascension de la courbe cérébrale. J'ai déjà signalé les effets de la compression de la veine cave supérieure.

La suppression *brusque* de l'aspiration thoracique par ouverture de la poitrine, fait instantanément monter le tracé cérébral. Cette expérience donne les résultats les plus nets, quand on la pratique au moyen du procédé d'ouverture et de fermeture du thorax que j'ai imaginé et qui sera décrit dans un autre article. Ce procédé opératoire consiste à ouvrir largement le thorax, au moyen d'une incision unique, linéaire, pratiquée longitudinalement sur un des côtés de la poitrine. On entretient la respiration tant que la poitrine est ouverte. On rétablit ensuite le vide pleural, en insufflant brusquement les poumons, et en rabattant vivement l'un sur l'autre, les deux lambeaux musculo-osseux qui constituent les lèvres de la plaie; et par dessus, les deux lambeaux cutanés. On réunit ces derniers au moyen de quelques pinces à pression. De cette façon, les organes thoraciques se retrouvent placés dans des conditions mécaniques très-analogues à celles d'avant l'ouverture de la poitrine; l'animal se remet spontanément à respirer avec son rythme habituel; la pression artérielle, les battements du cœur reprennent également leur valeur et leur allure premières. Sur un chien préparé de cette façon, on ouvre et l'on ferme la poitrine, comme on le ferait d'une boite dont on soulève ou replace à volonté le couvercle. Chaque fois que l'on ouvre la poitrine, on voit le graphique cérébral présenter une brusque ascension.

CHAPITRE IV.

ONDULATIONS VASO-MOTRICES DU CERVEAU.

§ VII. — Les oscillations cérébrales dues à la respiration peuvent se grouper en larges ondulations d'une durée plus longue (5 à 2 par minute). On les attribue généralement au resserrement et au relâchement périodique des petits vaisseaux, se traduisant par un retrait ou une dilatation du cerveau. Ce n'est que tout à fait incidemment que je me suis occupé de ces ondulations. Dans certains cas, j'ai observé des variations périodiques du rythme respiratoire coïncidant avec les ondulations vaso-motrices. La figure 27 en donne un bel exemple.

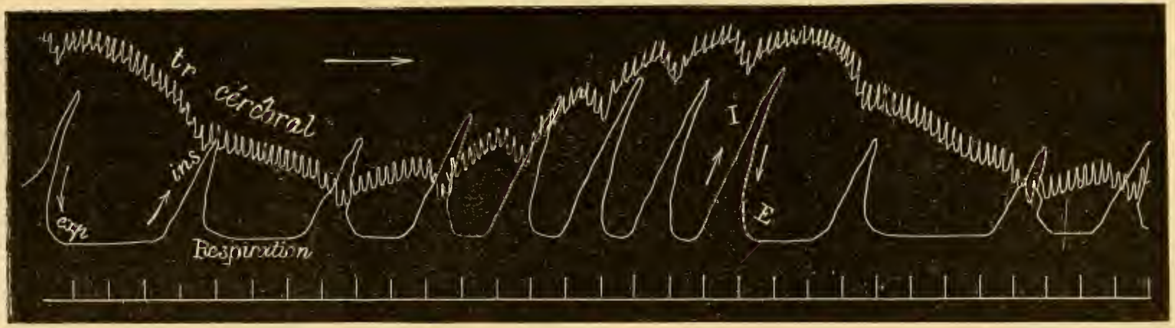


Fig. 27. — *Larges ondulations (3 par minute environ) du tracé cérébral chez un chien empoisonné par la morphine et l'atropine et ayant subi une forte hémorrhagie.*

Respiration inscrite au moyen du cardiographe. La courbe monte à l'inspiration, redescend à l'expiration. Le rythme de la respiration montre une périodicité spéciale, correspondant aux courbes vaso-motrices.

Horloge à secondes.

APPENDICE.

§ VIII. — Les pulsations cérébrales dont nous avons obtenu le tracé chez le chien, en forant un trou de trépan dans le pariétal, celles qui s'observent chez l'homme à travers les pertes accidentelles de substance des os du crâne, ou sur les fontanelles des jeunes enfants, ces pulsations existent-elles également lorsque le cerveau est renfermé dans une boite crânienne complétement ossifiée et intacte, comme c'est le cas chez l'adulte? Cette question a soulevé un grand nombre de discussions : la réponse que lui font actuellement la plupart des physiologistes, est nettement affirmative. La difficulté provenait de ce que l'on assimilait le crâne à une capsule fermée, à contenu incompressible et à parois rigides et inextensibles (théorie de Monro, Kellie, Abercrombie). Dans de telles conditions, les variations dans le contenu sanguin du cerveau devenaient incompréhensibles. Mais le crâne n'est pas fermé de toutes parts, il se continue par le trou vertébral avec le canal rachidien, dont les parois offrent des solutions de continuité (trous de conjugaison et autres), bouchées par des membranes extensibles. La cavité céphalo-rachidienne communique en outre avec l'extérieur par les orifices béants des veines qui en sortent. A chaque pulsation artérielle, l'ondée sanguine qui pénètre dans le crâne déplacera une certaine quantité de liquide céphalo-rachidien, dans la direction du canal rachidien, et une certaine quantité de sang veineux, qui sera expulsé en dehors de la cavité céphalo-rachidienne. Dans l'intervalle entre les pulsations artérielles, le liquide céphalo-rachidien refluera vers la cavité crânienne. Suivant l'expression de Richet, le canal rachidien doit être regardé comme le tuyau d'échappement, au moyen duquel s'effectuent ces oscillations antagonistes du sang et du liquide céphalo-rachidien.

G. Burckhardt a récemment cherché à démontrer que le liquide des ventricules du cerveau devait participer à ce mouvemcnt de flux et de reflux. Voici à peu près la substance de son raisonnement. A l'état normal, la périphérie du cerveau se trouve (au moins en haut et sur les côtés) en contact assez intime avec les parois crâniennes. Au moment de la pénétration de l'ondée sanguine artérielle, le tissu du cerveau, appuyé partout contre la paroi osseuse rigide, ne peut se dilater vers la périphérie. Son mouvement d'expansion doit s'exécuter en grande partie concentriquement, c'est-à-dire aux dépens de la cavité des ventricules latéraux. Le liquide des ventricules latéraux est alors refoulé dans la direction du 4^{me} ventricule. Les recherches de Schwalbe, d'Axel Key et de Retzius nous ont appris que le 4^{me} ventricule communique avec les citernes sous-arachnoïdiennes, par le trou de Magendie et par deux ouvertures latérales. Mais ces orifices sont trop petits pour permettre le passage rapide d'une quantité notable de liquide. Il est bien plus probable que le liquide chassé des ventricules latéraux vient distendre le 4^{me} ventricule dont les parois assez peu épaisses s'écartent et bombent vers l'extérieur. La protubérance et la moelle allongée gonfleraient donc et refouleraient le liquide des espaces sous-arachnoïdiens de la base, du côté de la moindre résistance, c'est-à-dire du côté du canal rachidien.

Constantin Paul a récemment (1884) développé une idée analogue, devant l'académie de médecine de Paris, lors du débat sur les déplacements de la masse cérébrale à l'intérieur du crâne.

Je ne vois pas la nécessité d'adopter un si long détour pour effectuer la transmission de la pulsation artérielle au liquide des citernes lymphatiques de la base du crâne. D'ailleurs la question doit être posée un peu différemment. Nous n'avons en effet à nous occuper que du moment où l'ondée sanguine artérielle pénètre à l'intérieur du crâne par les carotides et les vertébrales. Cette pénétration ne peut se faire que si une quantité équivalente de liquide céphalo-rachidien et de sang veineux est à ce moment refoulée brusquement au dehors de la cavité crânienne (bien avant que le sang n'aît pénétré dans la substance cérébrale). Grâce à la situation des orifices d'entrée des carotides et des vertébrales, la poussée artérielle doit se transmettre presque directement au liquide des citernes de la base du crâne et au sang veineux, et chasser ces liquides hors du crâne par le trou vertébral et par les jugulaires internes. Une fois le sang artériel entré dans la cavité crânienne, sa progression dans les artères, et le gonflement successif des différentes parties du cerveau qui en résultera, ne modifient plus le volume du contenu crânien, et ne nécessitent par conséquent plus de déplacement du liquide céphalo-rachiden au dehors du crâne. En d'autres termes ce n'est que l'arrivée d'une parcelle de sang dans la cavité crânienne, ou sa sortie, qui doit entrer en ligne de compte ici, et qui peut provoquer le flux ou le reflux d'une parcelle de liquide céphalo-rachidien. Une fois que la parcelle de sang a pénétré dans le crâne, son déplacement à l'intérieur du cerveau, son transport par les artères, les capillaires et les veines, ne modifie plus en rien la pression du milieu intra-crânien.

Note sur les mouvements du cerveau de l'homme,

PAR

LÉON FREDERICQ.

Professeur à l'Université de Liége.

§ I.

Dans le travail que j'ai consacré à l'étude graphique de la circulation encéphalique du chien (*Archives de Biologie,* 1885, p. 65), j'ai montré que la pulsation du cerveau est un phénomène plus complexe qu'on ne l'a admis jusqu'à présent. La pulsation cérébrale résulte, en effet, de la combinaison de deux facteurs qui sont : 1° *le pouls artériel,* c'est-à-dire les variations périodiques dans l'afflux du sang artériel apporté du ventricule gauche par les carotides et les vertébrales, et 2° *le pouls veineux,* c'est-à-dire les variations périodiques dans l'écoulement du sang veineux vers l'oreillette droite. L'influence du pouls veineux sur celui du cerveau avait échappé à mes devanciers.

Le graphique du pouls cérébral nous montre donc des ondulations d'origine artérielle et des ondulations d'origine veineuse. Parmi les ondulations d'origine artérielle, celle correspondant à la pulsation carotidienne principale (désignée par la lettre *a* sur toutes les figures du travail cité) et celle provenant du dicrotisme artériel (lettre *d* des figures) sont généralement les plus marquées. On peut observer, en outre, une ou plusieurs ondulations (artérielles) entre *a* et *d*, et une ou plusieurs ondulations (artérielles) après le soulèvement dicrote (lettre *e* des figures).

Parmi les ondulations d'origine veineuse, il y en a deux qui sont particulièrement marquées. On voit sur la plupart des graphiques, une petite ondulation positive qui précède immédiatement la pulsation artérielle. Elle correspond à la systole de l'oreillette droite et au pouls positif des jugulaires; elle est désignée par la lettre *v* sur les figures. La seconde ondulation d'origine veineuse est négative; c'est une brusque dépression de la courbe, suivant immédiatement l'ondulation dicrote; elle correspond à la pulsation négative des jugulaires (voir les travaux de Potain, Riegel, François-Franck, Gottwalt sur le pouls jugulaire). En outre, dans beaucoup de graphiques de pulsation cérébrale, le tracé se relève graduellement à partir de la pulsation veineuse négative, jusqu'au début de la pulsation artérielle suivante. Ce soulèvement de la courbe est sans doute en rapport avec la réplétion progressive de l'oreillette droite et des veines jugulaires et rachidiennes, pendant la diastole auriculaire.

Pour discerner tous les détails qui précèdent, il faut s'adresser surtout aux pulsations très lentes qui correspondent à la phase d'expiration. Les chiens de grande taille, endormis par la morphine, conviennent particulièrement pour cette étude.

J'ai montré que le pouls cérébral tricuspide, qui paraît si fréquent chez l'homme, peut également s'observer chez le chien, et que ce pouls tricuspide présente au moins trois variétés, entièrement différentes de signification et de mécanisme. J'ai distingué une première forme de pouls tricuspide, dans laquelle les trois sommets sont constitués respectivement : le premier et le deuxième, par la pulsation artérielle principale (plateau systolique *a* dédoublé), le troisième par la pulsation dicrote *d*.

La deuxième forme se produit par l'exagération de la pulsation d'origine veineuse *v*. Les trois sommets de la pulsation sont représentés par *v*, *a* et *d*.

Enfin la troisième variété de pouls tricuspide résulte de l'exagération de l'oscillation élastique *e*. Les trois sommets de la pulsation correspondent respectivement à *a*, *d* et *e*.

En présence des faits nouveaux révélés par l'étude du pouls cérébral du chien, il devenait intéressant de reprendre cette recherche chez l'homme, et de déterminer, entre autres, la vraie signification du pouls tricuspide du cerveau humain.

§ II.

Mes recherches ont été faites sur un jeune garçon atteint de perte de substance des os du crâne, à la suite d'un accident récent. M. le Dr Troisfontaines, assistant de la clinique chirurgicale de l'Université de Liège, avait bien voulu me mettre en rapport avec lui. Je commence par transcrire ici la petite note contenant l'observation rédigée par M. Troisfontaines.

Maurice Erpicum, 10 1/2 ans, écolier, demeurant à Liège, rue Entre-deux-ponts, 27. Entré à l'hôpital de Bavière le 24 avril 1885, à 11 heures du matin, sorti le 7 mai 1885.

Reçoit le 24 avril, à 10 heures du matin, un coup de pied de cheval à la partie postérieure du crâne et un autre au bras gauche (accident arrivé à la Plaine des manœuvres); est relevé sans connaissance, arrive dans cet état à l'hôpital. Face très pâle. Pupilles contractées. Pouls lent (15 au quart), un peu irrégulier à certains moments. Miction involontaire. Pas de paralysie.

Dans la région occipitale gauche, à 2 centimètres au-dessus d'une ligne horizontale passant par les deux conduits auditifs, plaie transversale de 1 1/2 centimètre de long, occupant le centre d'une dépression de 5 millimètres de profondeur et de l'étendue d'une pièce de cinq francs. L'os mis à nu en cet endroit présente quatre fragments de forme irrégulièrement triangulaire, restés en contact les uns avec les autres. Ces fragments enlevés, les méninges apparaissent déchirées sur une étendue de quelques millimètres seulement, dans le milieu de la plaie. Il se fait par cette déchirure un écoulement de sang veineux assez abondant. Cette déchirure agrandie permet l'introduction dans la substance cérébrale du doigt indicateur jusqu'à une profondeur de 4 1/2 centimètres. Le cerveau est en ce point réduit en bouillie.

Désinfection, drainage, pansement antiseptique. Pendant les heures suivantes, le blessé ouvre les yeux à différentes reprises. Température axillaire 38°,5.

Le 25 avril. Même état, un peu d'agitation. Les pupilles sont encore contractées et un peu inégales, celle de droite étant un peu plus large que l'autre. La miction est redevenue volontaire. T. le matin 37°4, le soir 37°,7.

26. — T. le matin 38°3, le soir 39°,1.

27. — Le blessé reprend en partie connaissance, reconnait à certains moments son père et sa mère. Troubles de la vision. T. le matin 38°2, le soir 38°.

28. — Même état. M. 37°,3, S. 37°,5.

29. — Retour complet à la connaissance. M. 37°, S. 37°,4.

30. — État satisfaisant. Pouls parfois un peu irrégulier.

Le malade rentre chez ses parents le 7 mai. M. le docteur Troisfontaines continue à lui donner ses soins.

Je profite du renouvellement du pansement fixé au 20 Mai 1885, à 3 heures après-midi, pour exécuter de concert avec M. le docteur Troisfontaines et M. Legros, préparateur de physiologie, l'inscription des mouvements du cerveau. Nous nous rendons au domicile du malade, où j'ai fait transporter à l'avance un assortiment de capsules à air, de tambours à levier, ainsi que le cylindre enregistreur du kymographe de Ludwig, avec ses accessoires.

Le jeune malade est assis sur une chaise. Le pansement est défait et la plaie nettoyée. On aperçoit le cerveau à nu sur une assez large surface. Il est animé de battements extrêmement marqués. A chaque pulsation, la surface cérébrale se soulève brusquement, reste pendant quelque temps dans cet état, puis s'affaisse pour se relever immédiatement après. La durée du retrait est plus courte que celle de l'expansion cérébrale. Il s'ensuit que l'affaissement qui sépare les pulsations positives est le phénomène le plus marqué ; le cerveau a l'air de présenter un pouls négatif.

L'*explorateur à coquille* de Marey, revêtu d'une feuille de caoutchouc mince, désinfecté au préalable, est appliqué au niveau de la perte de substance. Il s'adapte exactement à tout le pourtour de la plaie. Il fonctionne donc à la façon d'un *pléthysmographe cérébral,* inscrivant, non les excursions d'une portion limitée de la surface cérébrale, mais bien les variations de volume du contenu de l'espace crânio-rachidien. L'explorateur, ayant été fixé en place au moyen de quelques tours de bande, est relié à un tambour à levier très sensible, qui inscrit immédiatement un graphique d'une amplitude suffisante sur le papier enfumé du cylindre enregistreur. On prend en même temps un graphique du pouls radial au moyen du *sphygmographe à transmission* de Knoll. L'horloge à secondes inscrit le temps en regard. On recueille une série de graphiques, les uns sur le cylindre tournant à grande vitesse, les autres avec la vitesse moyenne. Après chaque tour de graphique, on prend de nombreux traits de repère indiquant la position respective des plumes, sur le graphique du pouls radial et sur celui du pouls cérébral. La figure 1 reproduit un fragment de graphique recueilli à la vitesse moyenne.

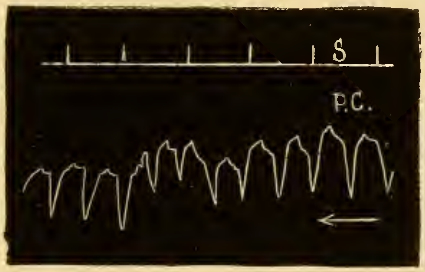


Fig. 1. — *Inscription du pouls cérébral humain* (P. C.) *La pulsation radiale retarde de* $^5/_{100}$ *de seconde environ sur la pulsation cérébrale.*
S, *secondes.*
A lire de droite à gauche.

Le pouls radial est assez fort et assez fréquent (105 à 108 pulsations par minute). La ligne d'ascension est brusque et se termine sur quelques graphiques à sa partie supérieure par un petit crochet. La ligne de descente est beaucoup plus lente et correspond à huit fois la durée de la ligne ascendante; elle présente vers son milieu l'ondulation dicrote qui n'est pas très marquée (*d* fig. 2). Entre la partie convexe de la courbe qui fait suite au sommet (*a* et *a'*), et l'ondulation dicrote, se voit constamment une ondulation (a'') presque aussi marquée que celle du dicrotisme, mais présentant une longueur, c'est-à-dire une durée un peu moindre. C'est l'ondulation désignée par la lettre *S* dans les travaux de Moens et Heynsius et de Mosso, par la lettre *k* dans les travaux spéciaux et dans le traité de physiologie de Landois (voir a'' fig. 2). Enfin l'ondulation dicrote est parfois suivie d'une ondulation assez marquée, qui correspond à l'une des ondulations élastiques de Landois (*e*). Le faible développement de l'ondulation dicrote relativement aux autres ondulations, indique une tension artérielle assez élevée. J'ajouterai que le rythme des pulsations n'est pas absolument uniforme.

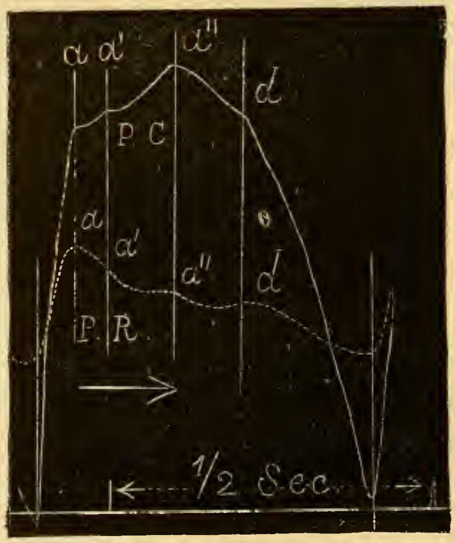


FIG. 2. — *Inscription simultanée du pouls cérébral et du pouls radial.*
P. C., *Pulsation cérébrale ;*
P. R., *Pulsation radiale ;*
a. a', a'', *plateau systolique de la pulsation artérielle ;*
a'', *ondulation S de Moens ;*
d, *ondulation dicrote ;*
Graphiques dessinés à la chambre claire. (Grossissement de 10 diamètres environ).

Le pouls cérébral présente une forme entièrement différente de celle du pouls radial. On y distingue une ligne d'ascension presque verticale, un plateau fort étendu présentant plusieurs ondulations et enfin une ligne de descente un peu moins raide que celle de l'ascension. Il présente nettement la forme singulière désignée par Mosso sous le nom de *tricuspide (polso tricuspidale)*, c'est-à-dire que le plateau de la courbe présente trois sommets plus ou moins aigus (*a*, *a''* et *d*), celui du milieu (*a''*) étant en même temps le plus élevé. Beaucoup de pulsations ont même fourni un graphique *quadricuspide*, le premier sommet se dédoublant (*a* et *a'* de la figure 2).

Quelle interprétation faut-il donner à ce pouls tricuspide ? La ligne d'ascension brusque du début correspond sans aucun doute à la ligne d'ascension brusque du pouls carotidien. Les repères nous montrent, en effet, qu'elle avance de 5 centièmes de seconde environ sur le début du pouls radial, ce qui s'accorde assez bien avec la différence de longueur des artères de la tête et de celles du membre supérieur. Pour pouvoir comparer le graphique cérébral au graphique du pouls radial, il faut donc les superposer en ayant soin de reculer le premier d'une largeur de papier équivalent à 5 centièmes de seconde, de manière à faire coïncider les débuts des deux courbes. On dessinera, par exemple, successivement les deux courbes à la chambre claire sur le même papier. La figure 2 nous montre les résultats de ce travail : on a choisi une pulsation cérébrale où le premier sommet se montrait dédoublé. Ce premier sommet dédoublé (*a* et *a'*) correspond au sommet de la pulsation principale de l'artère; le deuxième (*a''*) fait encore partie de ce que Marey appelle le plateau systolique, il représente l'ondulation *S* de Moens et Heynsius. Enfin, le troisième sommet (*d*) est produit par l'action de la pulsation dicrote artérielle (*d*).

La ligne de descente du pouls tricuspide montre parfois une légère ondulation : c'est l'équivalent de l'ondulation artérielle (*e*) ou ondulation élastique de Landois.

De cette analyse il ressort, à toute évidence, que le pouls tricuspide cérébral observé chez le jeune Erpicum correspond à la première variété de pouls tricuspide du chien. C'est à peu près l'interprétation que Mosso, Burckhardt et Mays ont donnée de leurs graphiques de pouls tricuspide de l'homme. Il n'était pas inutile cependant de soumettre cette interprétation à une nouvelle critique, en présence des faits découverts chez le chien.

Y a-t-il dans les mouvements du cerveau humain une combinaison d'un pouls d'origine artérielle, avec un pouls veineux, comme c'est le cas chez le chien ? Les graphiques pris chez le jeune Erpicum ne nous apprennent rien de positif à ce sujet. Pour résoudre cette question, il faudrait probablement expérimenter sur un sujet dont les pulsations seraient beaucoup moins fréquentes. Le pouls veineux du cerveau du chien ne s'observe bien que pendant la phase d'expiration, alors que le cœur espace ses battements : il disparaît dès que les pulsations s'accélèrent (fièvre, saignée, empoisonnement par l'atropine, etc.).

Procédé opératoire nouveau pour l'étude physiologique des organes thoraciques,

PAR

LÉON FREDERICQ,
Professeur à l'Université de Liége.

L'étude de la physiologie des organes thoraciques et spécialement celle de la circulation pulmonaire a rencontré jusqu'à présent des difficultés presque insurmontables. Pour explorer les vaisseaux du poumon, il faut ouvrir la poitrine et supprimer par conséquent la pression négative du milieu thoracique; il faut en outre entretenir la respiration artificielle. Il en résulte une altération profonde de la circulation : le sang n'est plus aspiré vers la poitrine, il s'accumule dans le système veineux au détriment du système artériel : la pression baisse énormément dans les artères et le cœur précipite ses battements. Les résultats d'expériences entreprises dans ces conditions ne peuvent être considérés comme normaux (1).

Le procédé suivant que j'ai imaginé permet au contraire l'étude de la physiologie des organes thoraciques tout en évitant les graves perturbations dont il vient d'être question :

---

(1) CHAUVEAU et MAREY, dans leurs mémorables expériences de cardiographie, avaient tourné la difficulté en introduisant les sondes exploratrices dans la poitrine par l'intermédiaire des vaisseaux du cou.

Chauveau a exploré également la pression dans l'artère pulmonaire, sans ouverture de la poitrine, en introduisant directement un trocart dans ce vaisseau à travers un espace intercostal.

Enfin je citerai également les recherches d'Héger et Spehl sur la fistule péricardique : fistule du sternum, incision du péricarde, ligature passée sous les vaisseaux sortant du cœur, fermeture hermétique de la fistule sternale, rétablissement de la pression négative au moyen d'un aspirateur et puis ligature brusque des vaisseaux du poumon.

Sur un chien convenablement anesthésié, on ouvre largement la poitrine sur le côté (incision unique, linéaire, avec section transversale de 6 à 8 côtes), de manière à y faire pénétrer les mains de l'opérateur. On peut alors appliquer à loisir divers instruments sur le cœur, les vaisseaux ou les nerfs, à condition d'entretenir la respiration artificielle. Ce temps de l'opération terminé, on insuffle vivement les poumons, on réapplique immédiatement l'un contre l'autre les deux lambeaux musculo-osseux, on rabat les lambeaux cutanés pardessus, en laissant seulement passer au dehors les tubes manométriques ou autres instruments qui font communiquer l'intérieur de la poitrine avec les appareils enregistreurs. L'insufflation pulmonaire pratiquée convenablement au moment de la fermeture suffit à chasser hors de la poitrine la totalité de l'air qui y était rentré. Si le besoin s'en faisait sentir, un tube *ad hoc* plongeant dans la poitrine et relié à un aspirateur pourrait d'ailleurs servir à rétablir le vide thoracique.

La pression négative une fois rétablie à l'intérieur de la poitrine, les deux lambeaux musculo-osseux restent appliqués l'un contre l'autre par l'effet de la pression atmosphérique. Il suffit de maintenir réunis les lambeaux cutanés, au moyen de quelques pinces à pression. Le chien se remet spontanément à respirer, ce qui permet d'abandonner la respiration artificielle. Au bout de peu d'instants, la perturbation causée par l'opération se dissipe et l'animal se retrouve dans les mêmes conditions qu'avant.

Je me réserve de revenir ultérieurement en détail sur le procédé opératoire que je signale et sur les résultats expérimentaux qu'il m'a fournis. Je me borne à citer à titre d'exemple l'opération suivante :

Grand chien mâle, anesthésié (25 ctg. de chlorhydrate de morphine), couché dans la gouttière d'opération sur le côté droit. Canule fixée dans la trachée ; manomètre à mercure dans la carotide. Pulsations 24 en 30″. Pression carotidienne oscillant entre 16 et 25 ctm. de Hg. On donne du chloroforme, la pression baisse et les pulsations s'accélèrent. Respiration artificielle et ouverture de la poitrine par une incision longitudinale sur le côté gauche de la poitrine. On isole la veine cave supérieure; on glisse un crochet sous elle. On passe de même un crochet sous la veine cave inférieure. On insuffle les poumons, puis on referme vivement la poitrine, en laissant passer au dehors les manches des deux crochets. Pas de tube aspirateur. On cesse la respiration artificielle. Au bout de quelques instants : pulsations, 24 en 30″; pression artérielle, minimum, 15 à 16 ctm. Hg., maximum, 24 à 26 ctm.

On tire sur le crochet de la veine cave supérieure, de manière à comprimer ce vaisseau. La pression artérielle tombe à 15 ctm. minimum, 16-18 ctm. maximum. On rétablit la circulation de la veine cave supérieure. Hausse passagère de la pression artérielle, qui reprend bientôt sa valeur primitive.

On comprime la veine cave inférieure. La pression artérielle tombe rapidement à 4 et 5 centimètres, les pulsations cardiaques s'accélèrent extrêmement. On rétablit la circulation : hausse considérable de la pression.

Les expériences de compression des veines caves sont répétées plusieurs fois sur le même animal.

Renseignements techniques,

PAR

ALEXANDRE FŒTTINGER,

Docteur en sciences naturelles, conservateur à l'Université de Liége.

I. De l'emploi de l'hydrate de chloral pour l'étude et pour la conservation des animaux inférieurs.

Il y a environ un mois parut dans le *Zoologischer Anzeiger* (1) une note de J. RICHARD sur l'emploi du chlorhydrate de cocaïne comme nouveau moyen de fixation des animaux inférieurs; des Bryozoaires, des vers et des hydres d'eau douce ont été rendus insensibles, puis fixés par les réactifs ordinaires.

Je viens d'expérimenter une autre substance, un des narcotiques les plus énergiques : l'hydrate de chloral.

Je ne sais si cet agent a déjà été essayé sur des animaux inférieurs; pour ma part, je n'ai pas connaissance d'un seul travail sur ce sujet.

Mes premiers essais ont été faits sur un Bryozoaire d'eau douce, l'*Alcyonella stagnarum*, L. Les résultats ont été si complets que j'ai pensé aussitôt à étendre ce procédé à différents types marins, tellement sensibles que, jusqu'à présent, on n'a pu qu'avec peine les étudier entièrement sur le vivant et les conserver dans l'alcool.

---

(1) *Zoologischer Anzeiger*, 1885. 8me année, n° 196, p. 332.

Grâce à l'obligeance de M. le Professeur Edouard Van Beneden, qui m'offrit gracieusement l'hospitalité à sa Station zoologique d'Ostende, je pus pendant quelques jours expérimenter ma méthode sur des Bryozoaires, des Annélides, des Nudibranches etc. marins et déterminer ainsi, au moins en grande partie, la valeur de la découverte que je venais de faire.

Je prie M. Ed. Van Beneden d'accepter mes plus sincères remercîments.

Voici quelle est ma manière d'opérer sur l'*Alcyonella stagnarum :* un fragment de colonie est placé dans un petit cristallisoir contenant environ 100 cc. d'eau bien fraîche et bien aérée. Lorsque tous les individus sont épanouis, je laisse tomber au fond du vase quelques cristaux d'hydrate de chloral qui se dissolvent rapidement et donnent lieu à une solution assez forte, constituant la couche inférieure du liquide ; peu à peu, par diffusion, cette substance se répand dans des portions de plus en plus supérieures de la masse liquide et se met ainsi en contact avec les tentacules des Alcyonelles.

Au début, la quantité de narcotique qui se trouve en rapport avec les Bryozoaires est très petite, mais elle devient de plus en plus grande à mesure que le chloral gagne des parties plus élevées. Les couronnes tentaculaires en supportent très bien la présence et ne se rétractent pas du tout; à un moment donné, la colonie entière se trouve environnée d'une solution assez forte de chloral.

Après une dizaine de minutes, j'ajoute encore un peu de chloral, en évitant qu'une solution trop concentrée de narcotique n'agisse brusquement sur les Bryozoaires.

Au bout d'environ trois quarts d'heure, toute la colonie est endormie et devenue insensible. L'insensibilité est telle que l'on peut passer un pinceau sur les couronnes tentaculaires, les toucher même assez brutalement avec une aiguille, sans en déterminer la rétraction et il faut écraser presque l'animal pour obtenir une contraction lente des tentacules.

On peut suivre pas à pas les progrès de l'action du chloral, soit en examinant la colonie de bas en haut à un moment donné, soit en observant un même niveau à des temps différents ; dans le premier cas, les individus sont d'autant moins endormis qu'ils occupent un point plus élevé de l'échantillon.

Tout au début, l'attouchement d'un point quelconque de la colonie suffit pour provoquer la contraction des individus excités ainsi que celle des individus voisins.

Plus tard, on ne détermine plus que la rétraction des Bryozoaires directement atteints et l'on peut remuer la colonie sans provoquer de contraction générale ; en même temps, on constate que les individus touchés se retirent beaucoup plus lentement dans leurs loges.

Plus tard encore, une seule irritation ne suffit plus pour faire contracter les couronnes tentaculaires, il en faut deux, puis trois et même plus pour amener un léger déplacement ; enfin il arrive un moment où le passage d'un pinceau, le contact d'une tige de verre, d'une pince plusieurs fois répétés ne produisent plus le moindre changement. On peut alors plonger la colonie dans l'alcool sans que les couronnes se déforment ni se contractent.

Lorsque l'échantillon sur lequel j'opère a été rendu à ce point insensible, je le retire de l'eau et je le place dans de l'alcool absolu ; *toutes les couronnes restent parfaitement épanouies* et *sont fixées dans cette position.*

Il serait, je crois, préférable de ne pas sortir la colonie du narcotique, mais de verser sur elle de l'alcool absolu assez vite pour fixer les Alcyonelles.

J'ai obtenu par cette méthode des échantillons réellement splendides, tant comme sujet d'étude que comme objet de collection.

Au lieu d'alcool, on peut employer d'autres liquides conservateurs, mais ils doivent être assez énergiques pour tuer rapidement les Alcyonelles. Il est à noter que ces Bryozoaires supportent des doses de chloral d'autant plus fortes qu'ils sont devenus plus insensibles.

Examinons maintenant de quelle façon le chloral agit sur ces animaux. Est-il toxique ou simplement narcotique?

Je puis affirmer que cette substance ne fait qu'endormir les Alcyonelles; en voici les preuves.

J'ai placé dans un même vase deux colonies de même volume et je les ai insensibilisées par la même solution de chloral. Un des morceaux a été ensuite fixé par l'alcool absolu sans subir la moindre rétraction; l'autre a été retiré du chloral et plongé dans de l'eau bien fraîche et bien aérée : après un quart d'heure, les individus ont recouvré petit à petit leur activité et sont devenus tout aussi excitables que s'ils n'avaient pas été traités par le narcotique; vingt-quatre heures après, cet échantillon était tout aussi vivace que s'il ne m'avait pas servi de sujet d'expérience.

Une autre preuve est l'aspect général du fragment : les Alcyonelles morts deviennent troubles et par suite, l'ensemble en est plus ou moins opaque; tandis qu'à l'état vivant, la colonie présente une surface translucide due à la transparence des couronnes tentaculaires.

Une troisième preuve est donnée par l'examen microscopique : les tissus ne sont pas du tout altérés.

Les espèces marines, *Asteracanthion rubens* Mul., *Farrella (Laguncula) repens.* Farre, *Alcyonidium mytili*, Dalyell, *Doris stellata* Lin, sur lesquelles j'ai également opéré, ont pu être réveillées après avoir subi l'action du chloral jusqu'à immobilité et insensibilité complètes.

Il est une dernière preuve enfin que je pus établir à Ostende. Monsieur le professeur Ed. Van Beneden a eu l'obligeance de me fournir des embryons de Sépiole, obtenus par ouverture d'œufs; j'ai traité ces embryons par le chloral, ils sont devenus insensibles et immobiles mais le cœur continuait à battre *normalement,* ce qui prouvait que ces animaux n'étaient qu'endormis.

La quantité de chloral que j'ai dû employer pour les Alcyonelles a été de 25 à 50 centigrammes pour 100 grammes d'eau; dans certains cas, cependant, j'ai été obligé d'élever la dose jusqu'à 80 centigrammes.

Afin d'activer la dissémination du narcotique dans l'eau, il est bon d'agiter légèrement de temps à autre les parties inférieures du liquide ou bien de puiser avec une pipette quelques gouttes de la solution forte qui se trouve au fond du vase et de les laisser retomber, en ayant soin de ne pas rencontrer les Bryozoaires.

Lorsque l'on dissout le chloral, il faut éviter que des cristaux ne viennent en contact direct avec la colonie, sinon les Alcyonelles sont rapidement tués.

Je n'ai pas encore expérimenté d'autres animaux d'eau douce, mais je suis convaincu qu'il sera possible d'endormir les Hydres, les Annélides, les Plumatelles, etc. aussi bien que l'*A. stagnarum*, d'autant plus que j'ai obtenu d'assez bons résultats sur toute une série d'inférieurs marins.

Ce sont les Bryozoaires marins qui m'ont donné les meilleures préparations, entre autres *Alcyonidium gelatinosum* L., *Alcyonidium hirsutum* Flem. et *Alcyonidium mytili*, Dalyell. qui tous ont pu être endormis rapidement et conservés bien épanouis. J'ai procédé comme pour l'Alcyonelle; parfois cependant, au lieu de placer quelques cristaux de chloral au fond du vase, je versais avec précaution quelques gouttes d'une solution de chloral dans de l'eau douce ou mieux dans un mélange d'eau douce et d'eau de mer. J'ai observé en effet que les inférieurs supportaient assez difficilement une eau trop chargée de substances salines.

Deux autres Bryozoaires, *Farrella (Laguncula) repens* Farre, et *Bowerbankia densa,* Farre, m'ont également servi de sujets d'expérience; le premier m'a donné des résultats assez favorables, tandis que le second s'est montré complètement rebelle à l'action du narcotique : je n'ai pu obtenir un seul individu épanoui, bien qu'ayant procédé de différentes façons; j'ignore la cause de cet insuccès.

Il m'a été impossible de me procurer d'autres Bryozoaires vivants, mais je ne doute pas que la plupart des représentants de ce groupe ne soient sensibles à l'action du chloral.

Les Hydroïdes *(Campanularides, Sertularides, Tubularides,* etc.*)* paraissent ne pas pouvoir supporter le chloral; pas un seul individu n'est resté épanoui, mais il faut dire que les animaux qu'il m'a été permis de réunir pendant les quelques jours que j'ai passés à Ostende n'étaient pas dans d'excellentes conditions de vitalité. Toujours est-il que de très minimes quantités de chloral faisaient contracter tous les tentacules et paraissaient empoisonner les Hydroïdes.

Peut-être aurait-il fallu agir très lentement et sur des exemplaires bien vivaces, mais le temps m'a fait défaut.

J'ai pu aussi endormir des mollusques.

Le *Doris stellata* m'a fourni d'assez bons exemplaires bien étalés; il a fallu procéder *très* lentement, c'est-à-dire ne donner que de *très* petites quantités de chloral à la fois.

J'ai expérimenté aussi sur des embryons de *Sepiola atlantica* obtenus comme je l'ai dit plus haut par déchirure d'œufs en voie de développement. Ces embryons, qui avaient été conservés en vie depuis 24 heures, ont été narcotisés par de faibles doses de chloral. Le cœur continuait à battre, ce qui montrait bien que ces animaux n'étaient qu'endormis. Un simple attouchement ne suffisait pas pour les réveiller; il fallait les exciter un peu brusquement pour les faire sortir de leur sommeil; ils nageaient alors pendant quelques secondes, puis s'arrêtaient jusqu'à ce qu'une nouvelle excitation vînt les tirer encore une fois de leur immobilité.

Des *Asteracanthion rubens* Mull. Trosch. ont aussi été endormies et après un sommeil de plusieurs heures, elles ont pu être réveillées par un séjour dans l'eau de mer fraîche.

Les résultats obtenus sur des Actinies ont été assez satisfaisants pour faire espérer qu'après quelques essais on pourra utiliser le chloral pour la fixation des Anthozoaires.

J'ai également narcotisé quelques Annélides (genres *Spio* et *Nereis*); je n'insiste pas pour cette classe, d'autres réactifs réussissant aussi bien.

Enfin il est un groupe, celui des Némertiens, pour lequel le chloral rendra, je pense, d'aussi grands services que pour les Bryozoaires. Je n'ai expérimenté que sur une seule espèce, *Nemertes communis,* P. J. Van Ben. mais la réussite a été aussi complète que pour *A. stagnarum.*

Les Némertes s'endorment sans rejeter leur trompe, mais ils sont plus ou moins enroulés sur eux-mêmes, ce qui n'est pas gênant, soit que l'on veuille fixer l'animal par l'alcool, soit qu'on désire l'étudier vivant.

Pour rendre au Némerte son aspect normal, on n'a qu'à le prendre par une extrémité, le sortir du liquide et le poids du corps suffira pour allonger l'animal. Si on veut le fixer, on le plongera dans l'alcool faible ou bien pendant quelques minutes dans l'acide acétique glacial (procédé que j'ai appliqué d'après les conseils de M. le professeur Ed. Van Beneden), puis on le portera dans l'alcool fort et l'on n'aura pas à craindre de déformation.

Si l'on désire étudier le Némertien, il suffira de l'étaler dans de l'eau fraîche ou mieux dans la liqueur qui a servi à l'endormir; on pourra lui donner la position que l'on voudra.

D'une façon générale, on doit opérer sur les animaux marins avec beaucoup de lenteur et n'augmenter que progressivement la quantité de chloral; de plus, il faut que les organismes soient bien agiles, bien vivants et que l'eau de mer soit propre et parfaitement aérée.

Le chloral permet donc d'obtenir des préparations de Bryozoaires, de Némertiens, de Mollusques nus etc. bien épanouis. Il est incontestable que cette méthode pourra faciliter de beaucoup l'observation sur le vivant; on ne sera pas arrêté par la grande excitabilité des animaux : il suffira de les endormir pour les examiner à loisir.

Il sera possible d'avoir des coupes microscopiques d'organes bien étalés que jusqu'à présent on était obligé d'étudier seulement par transparence sur des individus plus ou moins comprimés ou fixés à demi.

De plus, s'il s'agit d'une espèce dont on n'a que quelques exemplaires, il n'est pas nécessaire de les tuer pour les examiner.

Si l'on a affaire à des animaux ou à des tissus transparents, comme il n'y a que sommeil, la transparence reste celle de l'état de veille et il n'y a pas ce trouble des tissus traités par les réactifs habituels.

Je terminerai cette note par quelques mots relatifs au mode d'action du chloral chez l'homme et chez les animaux supérieurs.

Il y a deux théories en présence : d'après la première, celle de Liebrecht, le chloral serait décomposé par l'alcali du sang et le chloroforme qui en résulterait viendrait agir sur les cellules du cerveau. D'après la seconde manière de voir, plus généralement admise, le chloral agirait comme chloral.

S'il était prouvé que *Alcyonella stagnarum* par exemple, ne contient pas d'alcali, on aurait une preuve de plus en faveur de l'action du chloral comme chloral. Ce Bryozoaire, vivant dans l'eau douce, renferme-t-il des alcalins? C'est ce que l'analyse chimique pourrait seule déterminer.

On arriverait peut-être à la solution de cette question en incinérant une grande colonie d'Alcyonidium bien propre, bien lavée, bien débarrassée de l'eau de mer et en analysant les cendres obtenues. L'absence de sels alcalins dans ces cendres rendrait probable l'action du chloral sans l'intermédiaire d'alcalin; mais la présence de ces sels ne pourrait être rapportée d'une façon absolue au sang des Alcyonidium, car les loges et les tissus environnant les individus peuvent être imprégnés d'eau de mer et renfermer des alcalis.

II De l'emploi du collodion pour fixer sur le verre des objets destinés à être conservés dans l'alcool.

Différentes méthodes ont été utilisées pour fixer sur des plaques de verre de petits animaux ou des coupes macroscopiques que l'on désire conserver dans l'alcool.

J'emploie dans ce but le collodion normal et jusqu'à présent je n'ai eu que de bons résultats.

Le mode d'opération est des plus simples : l'animal durci par l'alcool est tiré du liquide, placé sur du papier buvard afin d'enlever autant que possible l'alcool qui se trouve à la surface, mais en ayant soin de ne pas le laisser dessécher, puis il est porté dans une goutte de collodion déposée au préalable sur une lame de verre. Cette lame est mise horizontalement dans un vase plat que l'on remplit doucement d'alcool, afin d'éviter que l'objet ne se détache par suite de l'agitation du liquide.

Après quelques minutes, l'animal adhère suffisamment pour mettre la lame verticalement dans un bocal avec de l'alcool.

Pour de très petits animaux, il n'est pas nécessaire d'opérer dans un vase plat.

Il faut éviter de luter les bocaux qui renferment ces préparations avec du mastic de vitrier, autrement au bout d'un certain temps, l'huile que contient ce mastic colorera en jaune le collodion.

Quand on veut fixer de grandes pièces, telles que des astérides, il suffit de mettre çà et là quelques points de collodion.

Les collections zoologiques de l'Université de Liége renferment un bon nombre d'animaux fixés par ce procédé; plusieurs de ces préparations, actuellement à l'exposition d'Anvers, ont toutes supporté le voyage sans la moindre altération.

Dans les mêmes collections existent des séries de coupes macroscopiques de divers animaux : de Petromyzon, de Sélaciens, etc.; il y a de trente à cent coupes sur une même lame de verre.

Comme le collodion reste transparent dans l'alcool, ce n'est qu'avec une grande attention qu'on en constate la présence et il est possible d'examiner sous toutes leurs faces les objets montés de cette façon.

Dans certains cas, lorsqu'il s'agit de grosses pièces, on peut épaissir le collodion du commerce en y ajoutant plus ou moins de coton-poudre.

Des coupes très volumineuses de fœtus humain, de cerveau humain, montées de cette façon, figurent dans les collections d'anatomie de l'Université de Liége.

III. Sur un procédé pour purifier et durcir la paraffine du commerce.

La paraffine, employée partout pour obtenir des coupes microscopiques, présente souvent deux grands inconvénients : le premier provient de ce qu'elle est parfois trop molle ; aussi en été ou dans une salle un peu chauffée, les petites lamelles de paraffine obtenues par le rasoir se déforment et adhérent au couteau ; le second inconvénient résulte de ce que, par refroidissement, la paraffine montre çà et là dans sa masse de petites cavités, très gênantes lorsqu'elles sont près de l'objet à couper.

Pour obvier à ces deux inconvénients, je procède comme suit :

La paraffine du commerce est chauffée au bain de sable avec de l'eau distillée à laquelle on ajoute une petite quantité de potasse caustique solide. Lorsque la paraffine est fondue et que la potasse est entièrement dissoute, on remue la masse de façon à mettre en contact, avec la solution alcaline, la plus grande quantité possible de paraffine.

Au bout d'un certain temps, il se forme un précipité assez abondant. On laisse reposer le tout, on sépare la paraffine par décantation et on la lave parfaitement à l'eau distillée, puis on la chauffe de nouveau au bain de sable, mais seule cette fois et on élève la température assez fortement pendant quelques heures. Il faut éviter que la paraffine ne prenne une teinte jaunâtre. Dans le cas où cela aurait lieu, il suffirait de la laver à chaud avec une faible solution de potasse caustique pour lui rendre plus ou moins sa blancheur habituelle.

J'obtiens par cette méthode une paraffine blanche, très dure et bien *homogène*, ne présentant *jamais* de solution de continuité.

Liége, le 16 Août 1885.

Nouvelles recherches expérimentales sur la régénération des nerfs,

PAR

C. VANLAIR,

Professeur à l'Université de Liége.

PLANCHE VI.

Dans un mémoire paru en 1882 (1), j'ai exposé les résultats de mes premières recherches sur la reproduction du sciatique au moyen de la *suture tubulaire.* J'étais arrivé à cette conclusion qu'il ne se produit jamais, après la section des nerfs périphériques, de réunion médiate dans l'acception stricte du mot. Si la reproduction du nerf a lieu, c'est grâce à une prolifération active des tubes du bout central. Les fibres nouvelles franchissent d'abord l'espace qui sépare le bout central du bout périphérique; puis elles poursuivent leur trajet à travers ce dernier segment — et aussi en dehors de lui — jusqu'à la périphérie musculaire et cutanée. C'est le *bourgeonnement central*, suivant l'expression de Ranvier, qui fait tous les frais de la reproduction, tandis que le bout périphérique se renferme dans un rôle absolument passif : toutes ses fibres propres dégénèrent et restent dégénérées.

En suivant de près le processus de la régénération, j'avais constaté que la prolifération du bout central pouvait débuter à un niveau assez élevé au dessus du point de section, qu'elle entreprenait d'abord les plus grands névricules et qu'elle s'effectuait surtout aux dépens de leurs éléments marginaux. J'avais vu les fibres nouvelles accomplir ensuite un véritable *exode* à travers les gaînes lamelleuses et former autour de chacune d'elles une sorte de manchon nerveux; puis, sous l'influence de la multiplication croissante des fibres intra- et extranévriculaires, la gaîne elle-même, prise en quelque sorte entre deux zones de prolifération, se désagréger et finir par disparaître, tandis que le manchon nerveux, devenu de plus en plus épais, s'incorpore de son côté au névricule hypertrophié.

---

(1) *Archives de Biologie* de VAN BENEDEN et VAN BAMBEKE, vol. III, 1882, p. 339.

Plus bas encore, le niveau de la section se trouvant atteint, le cordon nerveux réduit maintenant aux fibres de nouvelle génération ne constitue plus qu'une masse homogène totalement dépourvue de formations névriculaires.

D'abord composé de fibres pour la plupart très fines, à peine myélinisées, cette espèce de nerf rudimentaire ne tarde pas à renfermer des fibres de volume moyen dont le nombre s'accroît au fur et à mesure que l'on s'éloigne du bout central.

En même temps que s'effectue cette maturation progressive, les tubes se fasciculisent de plus en plus et la plupart des fascicules ainsi constitués prennent une direction longitudinale.

Arrivées au contact du bout périphérique, les fibres nouvelles se comportent de plusieurs façons différentes.

Dans le cas que j'ai décrit, une partie d'entre elles s'échappent par la tangente pour aller se perdre dans le tissu de l'interstice ou pour pénétrer dans les masses musculaires ambiantes. D'autres s'introduisent dans le bout périphérique. Parmi ces dernières, il en est qui s'enfoncent dans le tissu épineurial; une autre partie s'insinue dans l'intérieur même des névricules entre les fibres dégénérées; on en voit d'autres enfin se grouper en faisceaux relativement volumineux de façon à constituer de véritables névricules pourvus de leur gaîne périneuriale. Ces névricules eux-mêmes se rapprochent et se parallélisent de manière à former un système distinct, lequel se prolonge alors jusqu'à une certaine distance en côtoyant, sans se confondre avec lui, le système névriculaire dégénéré du bout périphérique.

Telles sont, reproduites à grands traits, les principales données qui m'ont été fournies par mes premières observations. Elles laissaient sans solution, on le voit, plus d'une question digne d'intérêt. Il importait, par exemple, d'étudier de plus près la dégénérescence et la prolifération des fibres du bout central. Il convenait de préciser plus nettement la marche des fibres nouvelles dans le segment intercalaire. Je devais aussi m'assurer si les rapports entre les fibres nouvelles émanées du bout central et les faisceaux du bout périphérique n'offraient pas de variétés autres que celles que j'avais d'abord rencontrées. Il n'était pas sans intérêt non plus de savoir jusqu'où peuvent se prolonger les faisceaux ou les fibres engagés dans le segment périphérique. Enfin il restait à déterminer le degré de constance des différents actes qui composent le processus de la régénération ou, en d'autres termes, à distinguer les faits contingents des phénomènes essentiels, ce qui ne pouvait être obtenu qu'en variant et en multipliant les expériences.

Les recherches que je vais exposer ont eu principalement pour but de combler ces lacunes. J'espère y être parvenu en étudiant non pas les changements survenus dans un nerf récemment divisé, mais les résultats *tardifs* de la section. J'ai laissé en effet s'écouler un laps parfois très long, jusqu'à *plusieurs années*, entre l'opération et l'examen du nerf. De plus, j'ai eu recours dans la plupart des cas, pour mieux assurer la reproduction, au procédé de la suture tubulaire.

Pour rendre les résultats comparables, j'ai fait porter toutes les expériences sur le sciatique du chien. Le nerf opéré a été extrait, chaque fois que cela a été possible, dans toute sa longueur, depuis l'échancrure jusqu'aux orteils, puis débité en coupes transversales d'un bout à l'autre. Dans certains cas seulement, des coupes longitudinales ont été pratiquées au niveau de la région opérée.

Le plus souvent le nerf a été plongé en masse dans un mélange ainsi composé : solution d'acide osmique à 0,50 °/₀ et solution de bichromate de potassium à 0,50 °/₀, de chaque 10 p.; solution d'éosine à 2 °/₀, 2 p. D'autres fois, j'ai employé des solutions d'acide chromique pur ou de bichromate pur ou d'acide chromique combiné à l'acide osmique. Parfois enfin, la pièce a été portée directement dans l'acide acétique glacial qui dessine merveilleusement les cylindraxes. Les coupes des premières préparations ont été colorées par le picrocarmin; celles des secondes par le vert ou le violet de méthyle.

Quant à l'enchâssement, il a été fait soit dans la gomme soit dans la paraffine. Dans ce dernier cas, les *pièces* ont été immergées, après une déshydratation préalable, dans une solution *chloroformique* de paraffine; celle-ci a été maintenue en vase clos pendant 24 heures à une t° de 34° C, puis évaporée pendant un à deux jours à une t° de 55°. Finalement, la pièce a été plongée dans la paraffine pure et maintenue pendant un jour à une t° de 55°.

Les *coupes*, fixées d'abord sur le porte-objet à l'aide du mélange de collodion et d'essence de girofle, ont été ensuite légèrement chauffées, puis enchâssées dans le baume après dissolution complète de la paraffine dans l'essence de térébenthine.

Puisqu'il s'agissait ici d'étudier la reproduction des nerfs divisés, je devais tout d'abord, dans une première expérience, placer le nerf dans des conditions telles que la restauration pût aisément s'effectuer. Voici les conditions de cette expérience et les résultats morphologiques qu'elle a fournis.

N° I. — *Division simple du sciatique. Suture tubulaire. Reproduction d'un segment nerveux de 6 centimètres. Dégénérescence complète du bout périphérique.*

Le 5 Août 1882, le grand sciatique *gauche* est tranché tout près de son point d'émergence. Les deux bouts, écartés de 15^{mm} par le fait de la rétraction, sont insérés sans subir de traction dans les extrémités d'un tube d'osséine de 6 centim. préalablement désinfecté; la suture est pratiquée au catgut suivant le procédé décrit dans mon premier travail.

Le 28 Août, c'est-à-dire trois semaines plus tard, la plaie est entièrement cicatrisée, mais le membre commence à maigrir. La santé reste excellente pendant une longue période; puis l'animal perd l'appétit, tombe dans le marasme et succombe le 19 Octobre 1882, c'est-à-dire 6 1/2 mois après l'opération. Il est bon de noter qu'une autre opération pratiquée en même temps sur le membre droit avait contribué à altérer la santé de l'animal.

La nécroscopie est faite quelques heures après le décès.

Résultats macroscopiques. — Pas la moindre trace de suppuration. Le fond de l'interstice musculaire dans lequel se trouve logé le nerf est très-facilement accessible. Le tronc du sciatique se présente sous un aspect presque normal. Il a conservé sa blancheur striée, n'offre aucune solution de continuité apparente et n'a contracté que de très-légères adhérences avec les tissus ambiants.

En l'examinant de près, on constate vers l'origine du nerf l'existence d'un renflement fusiforme auquel fait suite un cordon cylindrique un peu plus mince que le sciatique normal, cordon qui descend jusque près du jarret. Arrivé à ce niveau, il présente une apparence de bifurcation; puis, immédiatement après, il s'amincit tellement qu'il devient impossible de le poursuivre plus loin.

Mais un peu plus bas, on tombe sur un fascicule nerveux plus épais, grisâtre, sans continuité avec le premier, qui se dédouble presque aussitôt et dont les deux branches se dirigent vers l'extrémité du membre en fournissant des rameaux collatéraux. On peut le disséquer jusqu'à la racine des orteils.

Le premier segment, c'est-à-dire le tronc du sciatique et son prolongement grêle, représente évidemment le bout central avec la portion régénérée du nerf; le second est manifestement constitué par le *bout périphérique*. Les limites supérieure et inférieure du drain étaient indiquées, au niveau de point de section, par deux petites tubérosités annulaires.

Le bout est extirpé, tendu sur une plaque de liège et placé dans la solution éosinée. Après un séjour de quelques semaines, la pièce est débitée en coupes transversales et examinée.

Analyse histologique. — A deux centimètres environ au dessus de l'origine du renflement commence déjà à se manifester une double altération :

1° Dans la région marginale du plus grand des deux principaux névricules apparaissent des groupes minuscules de très fines fibres serrées étroitement les unes contre les autres et dont la plupart sont déjà pourvues d'une couche excessivement mince de myéline. Chacun de ces fascicules est entouré d'une petite zone de tissu endoneurial compacte.

2° On distingue en outre dans le champ *épineurial*, tout contre la gaîne du névricule et logés *à même* dans un tissu conjonctif dense et dépouillé de graisse, quatre fascicules composés chacun d'un très-petit nombre de fibres (5 à 6) semblables aux fibres fines intra-névriculaires. La masse conjonctive qui les héberge forme une sorte de protubérance accolée par sa base à la face externe de la gaîne lamelleuse.

Bien que l'on se trouve encore ici beaucoup au dessus du niveau de la section, on voit que la prolifération a déjà commencé et que l'émigration elle-même est en train de s'accomplir.

Voici maintenant comment s'effectue la prolifération intranévriculaire :

Le cylindraxe commence par subir une tuméfaction régulière et toujours modérée. Puis il se divise en 2, 3, 4 cylindraxes secondaires, qui restent enveloppés pendant un certain temps dans l'ancienne couche de myéline notablement épaissie. D'abord tout à fait nu, chacun des cylindraxes en question ne tarde pas à s'entourer d'une gaîne myélinique propre, mais extrêmement délicate et peu colorable par l'osmium. La gaîne commune tend alors à disparaître ; elle se résorbe et les fibres nouvelles acquièrent par là une existence individuelle. Bientôt elles augmentent de volume et se séparent les unes des autres. Les éléments endothéliaux de l'ancienne gaîne de Schwann ont subi dès le début du processus une tuméfaction et une multiplication très manifestes. Plusieurs de ces éléments s'interposent entre les fibres nouvelles et concourent vraisemblablement à la formation des gaînes de Schwann secondaires.

Au fur et à mesure que l'on descend vers l'origine de renflement, on voit s'accentuer la production des fibres nerveuses en dedans et en dehors des champs névriculaires.

La prolifération *intérieure* tend à gagner l'axe du névricule, tout en devenant plus active dans les points primitivement entrepris. Il est même une région où certains segments ont complètement perdu leurs anciens tubes et sont entièrement envahis par les fibres nouvelles ; on dirait qu'il s'est produit là une lésion systématique analogue à celles de la moelle. Les fascicules qui se sont substitués aux anciennes fibres ont d'ailleurs notablement accru le nombre de leurs éléments : plusieurs d'entre eux ne comptent pas moins de quarante fibres.

Quant aux formations *périneuriculaires*, on les voit également s'étendre et se multiplier. De nouvelles protubérances nerveuses se dessinent à la surface de la gaîne; puis elles s'épaississent et finissent par se fusionner de façon à embrasser une bonne moitié de la circonférence du névricule.

Pendant que cette évolution s'accomplit, le second des névricules s'est décidé à suivre l'exemple de son congénère : comme lui, il s'est mis à proliférer, mais les fibres nouvelles restent encore incluses dans l'enceinte des névricules.

Il y a lieu de noter d'ailleurs qu'une partie du champ épineurial, toujours le même, résiste à l'envahissement des fibres nouvelles: c'est la région tangentielle ou, si l'on veut, la zone occupant l'intervalle entre deux névricules voisins.

A partir de l'origine du renflement les changements se succèdent avec rapidité. La zone extranévriculaire s'épaissit par la multiplication et l'accroissement de volume de ses fascicules nerveux; puis elle s'écarte du névricule de façon à devenir en quelque sorte *paraneuriculaire*. De plus, les fascicules qui la composent tendent à dévier de leur direction longitudinale pour parcourir la masse dans tous les sens, en sorte que la disposition tubulaire du début fait place à une structure *aréolaire*.

La gaîne périneuriale s'entreprend à son tour. Ses lamelles deviennent moins distinctes et son bord extérieur se fond dans la couche fibreuse qui l'entoure. Les contours internes de la gaîne conservent par contre toute leur netteté.

A ce niveau, le second des grands névricules présente, au degré près, les mêmes modifications que le premier, mais les petits névricules continuent à rester inactifs.

Un peu plus bas, les fascicules du tissu neuro-aréolaire tendent à se coordonner en faisceaux systématiquement disposés. On serait tenté de croire que l'on assiste d'ores et déjà à l'organisation des névricules nouveaux; mais on verra bientôt que ce travail de névriculisation est destiné à ne point aboutir.

A ce niveau, nous sommes tout à fait engagés dans le renflement. La disgrégation des grands névricules va marcher à grands pas. Il se chargent en effet, dans toute leur portion marginale, de fibres fines groupées en nombre variable (2 à 40) de façon à former de petits fascicules cylindriques logés dans un tissu beaucoup plus compacte que celui de l'endoneurium normal. Les fibres anciennes, au moins toutes celles qui avaient un certain volume, ont disparu. Dans la région axile du névricule, une bonne partie des anciens tubes est conservée; les fibres nouvelles ne forment que de très petits fascicules et le tissu endoneurial a gardé toute la délicatesse de sa structure. *Nulle part on ne rencontre de tubes dégénérés.*

De son côté, la gaîne a tout à fait perdu son apparence lamelleuse. Elle est comme parsemée de fascicules nerveux aplatis et ses contours internes sont devenus indistincts.

Par le fait de ces divers changements, le diamètre du névricule s'est considérablement agrandi.

Autour des grands névricules, les croissants nerveux se sont encore allongés; en s'unissant par leurs extrémités, ils dessinent une espèce d'accolade commune aux deux névricules. Celle-ci subit alors des *alternatives* d'épaississement et d'atrophie; tantôt aussi elle se rapproche des troncs névriculaires, tantôt elle s'en éloigne. D'autre part, les formations névriculaires que j'ai signalées plus haut et qui semblaient devoir conquérir une individualité définitive commencent au contraire à se dissocier ; bientôt on ne trouve plus à leur place que quelques fascicules isolés, disséminés sans ordre dans le stroma conjonctif.

La masse tout entière est ainsi constituée par un feutrage fibreux renfermant les grands névricules hypertrophiés, les petits névricules à peu près intacts, les formations nerveuses paraneuriculaires et des vaisseaux à paroi épaisse et à calibre exagéré.

A dater de ce moment, le tissu fibreux paraît vouloir tout envahir. Il pénètre largement dans l'intérieur des névricules et y forme des travées de plus en plus volumineuses partageant en segments très inégaux la région marginale des névricules. En dehors de ces derniers, la couche neuro-aréolaire subit elle même une sclérose progressive, mais qui ne va pourtant pas jusqu'à la destruction des tubes et des fascicules nerveux.

Cette structure se maintient sans grande modification jusqu'au point où la section a été effectuée, c'est-à-dire jusqu'à un centimètre environ au dessous de l'origine du renflement. Les seuls changements notables que l'on observe consistent dans l'incorporation définitive aux névricules de la formation circumnévriculaire par le fait de la diffusion progressive de la gaîne et dans la réunion des deux grands névricules. Cette dernière s'opère de la façon suivante : le petit névricule se gondole de façon à embrasser la convexité du grand; la travée fibreuse qui séparait encore les deux masses disparait à peu près complètement et les deux systèmes névriculaires n'en font plus qu'un.

A quelques millimètres plus bas, l'ancien nerf a cessé d'exister. Le funicule qui lui fait suite est formé, dans sa couche marginale, par du tissu neuro-aréolaire semblable à celui qui accompagnait tantôt les névricules, c'est-à-dire par un stroma fibreux creusé de cavités cylindriques ou oblongues contenant des fascicules nerveux d'un certain volume dont presque toutes les fibres, légèrement flexueuses mais parallèles entre elles, sont arrivées à une maturité presque complète. La masse axile est autrement composée. Elle consiste en un reticulum conjonctif à trabécules presque invisibles, parcouru dans tous les sens par des fascicules nerveux délicats dont les fibres très fines et très ondulées sont irrégulièrement entortillées les unes autour des autres comme les brins d'une ficelle imparfaitement tordue.

A ce niveau, la coupe du cordon est devenue régulièrement circulaire et son diamètre commence à diminuer.

Bientôt on voit apparaître les premiers rudiments d'une production névriculaire qui cette fois offre tous les caractères d'une formation définitive. Au milieu de la masse se dessine en effet un groupe compacte et bien circonscrit de tubes nerveux *longitudinaux* et *parallèles* pourvus d'une gaîne myélinique assez épaisse, d'un volume moyen uniforme (6 à 8 μ) et présentant des étranglements très nets. Ce faisceau ne tarde pas à s'entourer d'un revêtement fibreux propre mais non encore stratifié qui l'isole du reste de la masse. Il prend ainsi l'aspect d'un névricule à structure imparfaite dont les dimensions tendent à s'accroître. En même temps on constate la réapparition de la graisse, d'abord autour du névricule en question, puis dans l'intérieur même de la masse neuro-aréolaire qu'elle divise en grands segments inégaux.

Si l'on poursuit le nerf *au dessous* de renflement, on voit le nouveau névricule, définitif cette fois, se pourvoir d'une gaîne lamelleuse et les segments de la masse aréolaire s'organiser, après plusieurs remaniements successifs, en cinq autres petits névricules dont le plus volumineux a 696 μ et le plus petit 92 μ de diamètre. Les deux névricules du bout central avaient l'un 1^{mm} 856 et l'autre 1^{mm} 542. Sans qu'il soit besoin de calculer l'étendue des surfaces de coupe, on peut s'assurer par la comparaison de ces chiffres que les dimensions du nouveau nerf sont notablement inférieures à celles du nerf primitif.

A ce niveau pourtant le nerf nouveau-né n'est pas encore en possession de toutes les qualités histologiques d'un nerf normal. Les faisceaux qui composent ses névricules n'offrent pas encore cette systématisation qui caractérise les formations primitives; leur configuration est plutôt cylindrique que prismatique; le tissu conjonctif que les sépare est plus abondant et moins délicat que dans les conditions physiologiques; enfin, la stratification de la gaîne périneuriale reste assez diffuse et le parallélisme de ses contours est encore imparfait.

Il faut descendre jusqu'à 25^{mm} environ de l'extrémité inférieure du renflement pour se trouver en présence d'un nerf à structure à peu près irréprochable.

Avant d'atteindre ce dernier niveau, la plupart des névricules ont déjà commencé à se diviser comme dans les conditions normales et cette division continue à s'effectuer régulièrement jusqu'à l'extrémité du funicule. De distance en distance, on voit un de ces névricules collatéraux s'échapper du tronc et se perdre dans les parties ambiantes.

De plus, en poursuivant ainsi vers la périphérie l'examen du nerf nouveau, on s'aperçoit que le travail de *prolifération* se continue beaucoup au delà des limites du renflement. Longtemps après que les derniers vestiges du tissu neuro-aréolaire ont disparu, on voit apparaître en effet, par ci par là, à côté des névricules nouveaux, des fibres isolées ou de très petits fascicules renfermant à la fois des fibres amyéliniques et des fibres à gaîne myélinique excessivement mince. Ces productions nouvelles ne peuvent être confondues avec de simples émissions collatérales. Elles s'en distinguent en effet par l'irrégularité de leur forme, par l'absence de gaîne, par la juvénilité de leurs éléments et surtout par l'accroissement manifeste du volume et du nombre de leurs fibres. C'est ainsi que l'un de ces faisceaux, ne renfermant que quatre fibres au début, en compte une douzaine un peu plus bas; son diamètre passe en même temps de 30 μ à 50 μ.

N'était l'épuisement progressif résultant des émissions collatérales, on devrait, en raison de cette prolifération persistante, s'attendre à voir le nerf nouveau croître et s'épanouir dans sa marche centrifuge à la façon de la masse tubuleuse des testicules et du rein. Mais en fait, les productions nouvelles sont loin de compenser les pertes occasionnées par la dispersion névriculaire.

Le funicule de nouvelle formation, tel qu'il a été extrait, ne mesurait pas moins de 6 centimètres. J'ai pu constater toutefois qu'à son extrémité même, les névricules et les fascicules qui les accompagnaient n'étaient pas encore épuisés; ce qui permet de supposer que les éléments nerveux régénérés s'étendaient plus ou moins loin au delà de cette apparente terminaison, et que le microscope eût pu les poursuivre beaucoup plus bas si le scalpel n'en avait inopportunément opéré la section.

Bout périphérique. — Celui-ci commence par un léger renflement obtus et se montre composé d'un nombre restreint de névricules dont le volume dépasse encore de beaucoup celui des faisceaux qui constituent le nerf de nouvelle formation.

Tous les tubes sans exception sont dégénérés, et cela jusqu'à l'extrémité la plus reculée du nerf et de ses divisions. Comme dans tous les nerfs séparés depuis longtemps du centre, l'altération se caractérise d'abord par une tuméfaction granuleuse, puis par une condensation globuleuse et même noduleuse de la substance myélinique suivie enfin d'une résorption graduelle des produits de la dégénération. Ces phases de la dégénérescence wallérienne sont trop connues pour qu'il soit nécessaire de les décrire avec plus de détails. Il importe seulement de noter qu'ici les premiers stades de l'altération s'observent surtout vers l'origine du bout périphérique, tandis que les extrémités pédieuses du nerf ont subi une dégénérescence atrophique presque complète.

J'ai fait abstraction, dans la relation qui précède, des altérations microscopiques de l'osséine. Quelques-unes d'entre elles ont été indiquées déjà dans un précédent travail (1); les autres seront consignées ailleurs.

Pris dans son ensemble, le tableau histologique que je viens de tracer est conforme au schéma dressé d'après mes premières observations.

En effet, ici comme dans le cas antérieurement décrit, on rencontrait tout d'abord, à un niveau relativement élevé, une production croissante de petites fibres naissant manifestement des anciennes. Cette prolifération s'accomplit primitivement dans la région marginale des grands névricules, les petits névricules n'y prenant aucune part. Aussitôt après commence l'*exode*. De petites colonnettes conjonctives développées à la surface externe du périnèvre reçoivent les fibres émigrées. Ce sont là les premiers rudiments du tissu *neuro-aréolaire*. La formation périneuriculaire se développe ensuite rapidement dans tous les sens; elle embrasse bientôt la plus grande partie de la circonférence des névricules.

Pendant ce temps, la gaîne perd peu à peu la netteté de ses contours externes, puis internes, et ses lamelles deviennent de moins en moins distinctes.

---

(1) *De la névrotisation de l'osséine dans la suture tubulaire des nerfs*. (Archives de physiol. normale et pathologique. Deuxième série, t. X, p. 595).

Un peu plus tard, la multiplication croissante des nouvelles fibres, leur fasciculation spéciale et la transformation fibreuse du tissu conjonctif endoneurial donnent à la région marginale du névricule une structure presque identique à celle des masses circumnévriculaires. D'autre part, la gaîne lamelleuse sclérosée et infiltrée de fibres nerveuses disparaît comme telle, en sorte que l'annexe conjonctivo-nerveuse du névricule et le névricule lui-même ne font plus qu'un. Il persiste toutefois quelques différences entre les deux tissus. Ainsi la substance intérieure du névricule reste tubulaire, c'est-à-dire que ses fascicules nerveux gardent leur direction longitudinale, tandis que le tissu extranévriculaire affecte presque dès le début une disposition aréolaire. De plus, la région axile du névricule se distingue nettement de reste de la masse par la persistance de ses anciens tubes, par sa pauvreté en fibres nouvelles et par la conservation de son endonèvre primitif.

Bientôt le niveau de la section se trouve atteint. Alors, brusquement, le bout central s'arrête et le nerf nouveau se réduit à ses propres éléments. Il est formé d'une multitude de fascicules nerveux enchevêtrés dans tous les sens, formés de fines fibres ondulées, et logés dans un stroma conjonctif rare et délicat. Cette masse névromateuse proprement dite est enveloppée d'une couche de tissu neuro-aréolaire, lequel ressemble aussi à du névrome, mais à du névrome dont les éléments nerveux, moins nombreux d'ailleurs, seraient arrivés à un degré de maturité plus complète. Le tout devrait être désigné sous le nom de *névrome de régénération.*

Cette disposition se maintient pendant assez longtemps, mais avec une certaine tendance à la fusion des deux zones dont la plus intérieure passe peu à peu à la structure aréolaire. Puis, dans l'intérieur même de la masse, on voit se dessiner les rudiments des *névricules futurs.* Pour cela, plusieurs fascicules prennent une direction parallèle et longitudinale; de cylindriques qu'ils étaient, ils deviennent prismatiques par le fait de leur pression réciproque; les cloisons conjonctives qui les séparaient s'amincissent; la couche myélinique des tubes s'épaissit; enfin une membrane fibreuse propre d'abord homogène, puis plus ou moins lamelleuse vient envelopper le faisceau. Cette organisation toutefois ne s'achève que graduellement et ce n'est qu'à la longue que les névriculoïdes en question acquièrent toutes les qualités d'une névricule normal. Les dimensions des nouveaux névricules n'atteignent pas d'ailleurs celles des formations primitives.

Quant au tissu aréolaire restant, j'entends celui qui n'est pas employé à l'organisation névriculaire, il se sclérotise de plus en plus. Ses éléments nerveux se raréfient; il s'infiltre ensuite de graisse; il subit en un mot une atrophie rapide qui semble être en corrélation directe avec la reconstitution des névricules. Par le fait de cette atrophie, les névricules nouveaux se trouvent bientôt débarrassés de la couche neuro-aréolaire que les enveloppait d'abord et poursuivent dès lors leur trajet dans un milieu histologique normal.

Abstraction faite de son volume, qui reste toujours moindre, le nerf nouveau ne diffère pour ainsi dire plus, à ce moment, d'un nerf physiologique.

Chose remarquable, les névricules n'ont pas encore conquis leur structure normale qu'ils commencent déjà à se diviser à la façon des névricules ordinaires, en sorte qu'au bout de peu de temps, le nerf nouveau présente des *systèmes* de névricules semblables à ceux que l'on rencontre toujours dans les nerfs physiologiques. De plus, certains de ces névricules donnent naissance, par une prolifération analogue à celle que l'on observe dans le bout central, à des faisceaux de deuxième et de troisième génération.

Malgré cette fécondité persistante, le nerf nouveau devient de plus en plus grêle à cause de la dissémination de ses névricules dans les tissus circonvoisins. Il s'épuise complètement avant d'atteindre le bout périphérique.

Ce dernier reste, lui, absolument étranger au processus réparateur et ses tubes nerveux subissent une dégénérescence qui aboutit à la résorption totale du contenu de la gaîne de Schwann.

Je me suis abstenu à dessein d'entrer ici dans les détails qui concernent l'exode des fibres nouvelles, la qualité de ces fibres et les différentes phases de leur maturation, mes recherches nouvelles n'ayant fait que corroborer sur ces différents points mes premières observations. Par contre, je crois devoir insister ici sur quelques résultats particuliers qui m'ont été fournis par une étude plus approfondie de certaines phases du processus.

C'est ainsi que j'ai pu déterminer d'une manière plus exacte le mode de *multiplication* des fibres intranévriculaires. Le premier stade consiste dans une tuméfaction des cylindraxes et de la gaîne myélinique. Puis apparaissent à la place du cylindraxe primitif, 2, 3, 4 cylindraxes nouveaux, très-grêles, qui, pour la plupart, se pourvoient presque immédiatement d'une enveloppe myélinique propre d'ailleurs extrêmement mince et ne réduisant que faiblement l'acide osmique. Alors survient l'atrophie de la couche commune de myéline et l'organisation de nouvelles gaînes de Schwann aux dépens sans doute des éléments endothéliaux, tuméfiés et multipliés, de la gaîne primitive. Le fascicule ainsi constitué affecte ordinairement une forme cylindrique.

La multiplication n'a donc pas lieu, comme je l'avais pensé tout d'abord, par bourgeonnement latéral, mais par *fissiparité.*

J'ai à signaler en second lieu les *alternatives* remarquables que subit la formation des névricules nouveaux. Il apparaît en effet, de distance en distance, dans le névrome de régénération, des circonscriptions nerveuses bien limitées, composées de fascicules étroitement serrés les uns contre les autres, tranchant nettement sur le reste de la masse. On s'attend à voir ces espèces de névriculoïdes se différencier de plus en plus, se métamorphoser en véritables névricules et prendre enfin leur essor vers la périphérie. Mais on s'aperçoit bientôt qu'il ne s'agit là que d'un faux départ. Les faisceaux en question avortent après un court trajet et viennent se perdre de nouveau dans le tissu névromateux. C'est seulement après une série de ces tentatives infructueuses que les névricules définitifs parviennent à se constituer.

Des alternatives du même genre s'observent dans les rapports du manchon nerveux avec le névricule qu'il enserre. Tout d'abord, les deux régions sont en contact immédiat; puis, après avoir acquis une certaine épaisseur, le manchon s'éloigne du névricule qui lui a donné naissance. L'intervalle qui les sépare devient même assez considérable pour admettre une certaine quantité de graisse. Puis la couche périneuriculaire se contracte de nouveau, vient embrasser étroitement le névricule et ne tarde pas à se fusionner avec lui. Le même manchon change ainsi plusieurs fois de forme et de volume avant son incorporation définitive.

Il est à noter également qu'une masse énorme de fibres et de fascicules nerveux reste étrangère à la genèse des névricules nouveaux. Après un trajet plus ou moins long, très flexueux, parfois même récurrent, ces éléments se perdent dans le névrome lui-même on s'égarent dans les tissus circonvoisins. Par là une quantité de formations nerveuses nouvelles demeure sans emploi : ce qui revient à dire qu'*une grande partie du travail de prolifération s'effectue en pure perte.* On comprend dès lors comment il se fait que nonobstant une multiplication presque illimitée des fibres, le champ névriculaire nouveau reste notablement inférieur, comme dimension, à la masse des névricules primitifs.

Enfin, dans mes premières recherches, j'avais observé la pénétration dans le *bout périphérique*, entre les anciens névricules et dans l'intérieur même de ces derniers, d'un certain nombre de fibres nerveuses nouvelles provenant de la prolifération centrale. Ici, sans doute à cause de l'écartement considérable des deux bouts, le segment périphérique ne renfermait absolument que des fibres dégénérées.

Dans le cas dont je viens de parler, je n'avais pas eu la bonne fortune de voir les éléments nouveaux poursuivre leur trajet jusqu'à la périphérie. L'expérience suivante a donné, sous ce rapport, des résultats plus satisfaisants.

N° II. Côté droit. — *Névrectomie (1/2 centim.) pratiquée sur le sciatique. Suture tubulaire. Reproduction d'un court segment nerveux. Pénétration dans le bout périphérique.*

Le 26 Décembre 1881, un tronçon nerveux mesurant un demi centimètre est réséqué. Les deux bouts sont insérés dans un tube de Neuber de façon à maintenir entre eux un écartement d'un demi centimètre. Suture au catgut.

Le 20 juin 1883, c'est-à-dire 18 mois après l'opération, le nerf est mis à nu depuis son émergence jusqu'aux orteils; ses principales branches collatérales sont également disséquées.

Pas de renflement appréciable. Le cordon nerveux est seulement un peu adhérent et sa surface un peu rugueuse dans la région correspondant à la suture. Le poplité interne et le tibial postérieur qui lui fait suite sont grisâtres, grêles et difficiles à poursuivre. Le poplité externe et son prolongement sont plus volumineux; l'axe seul du funicule nerveux est blanc et nacré; la couche marginale est grise et translucide. Après un court trajet (6 centim.), il s'aplatit et s'étale en éventail. Les branches qui vont aux muscles sont nombreuses et particulièrement développées. Le saphène paraît normal. Les muscles sont partout turgides, fermes et rouges.

L'extirpation du sciatique est pratiquée. Elle comprend le tronc dans toute sa longueur, ses branches terminales jusqu'aux orteils et ses principaux collatéraux.

Le tout, mesurant 37 c. de longueur, est placé dans une solution de bichromate d'ammonium à 2 °/₀.

Analyse histologique. — Déjà à 1 1/2 centim. du point de section, la région marginale du plus grand des névricules se charge de fibres grêles. Mais c'est seulement à *quelques millimètres* du même point que commencent à se montrer les fascicules périneuriculaires.

Les premières traces de la *dégénérescence* se manifestent à *un centimètre* environ de la terminaison du bout central. La myéline subit la métamorphose granuleuse et segmentaire; mais le cylindraxe se conserve dans la plupart des fibres jusque tout près de leur extrémité.

Le feutrage névromateux fait immédiatement suite au bout central. Il s'organise rapidement en névricules, mais en névricules informes qui, au lieu de parachever leur métamorphose, prennent des contours de plus en diffus, une structure de moins en moins régulière et finissent par se désagréger et par disparaître. Quelques-uns divergent et vont se perdre dans les tissus voisins.

Mais ces formations névriculoïdes n'épuisent pas la substance névromateuse. Celle-ci acquiert seulement une structure plus aréolaire. Elle rencontre bientôt le bout périphérique et s'y enfonce. Non-seulement elle englobe tous les névricules anciens, mais elle pénètre dans l'intérieur même des champs névriculaires. Elle ne le fait cependant pas uniformément. En effet, ce sont des *fascicules entiers* qui s'introduisent dans la couche marginale dont la substance endoneuriale s'épaissit et se sclérose; en sorte que cette couche tout entière se métamorphose en un véritable tissu aréolaire. La zone intérieure des névricules, au contraire, ne reçoit pour ainsi dire que des *fibres isolées*, et l'endonèvre y conserve sa structure délicate. Ces fibres, d'abord très-grêles, voient s'épaissir rapidement leur couche myélinique et prennent après un très-court trajet toutes les apparences d'un tube nerveux ordinaire. Quant aux fibres anciennes dégénérées, elles disparaissent si promptement que c'est à peine si l'on en retrouve encore à quelques millimètres au-dessous du point de rencontre du segment central avec le segment périphérique.

La disposition que je viens de décrire s'observe surtout dans les deux plus grands névricules (troncs du poplité interne et du poplité externe).

Avec ses fibres axiles dégénérées et mélangées de fibres nouvelles, sa zone marginale aréolaire et la couche également aréolaire qui l'entoure, chacun des névricules périphériques ressemble à s'y méprendre aux névricules du bout central tels qu'ils apparaissent immédiatement au-dessus du point de section (pl. VI, fig. III).

Un peu plus bas, le tissu neuro-aréolaire se condense autour de chaque névricule en particulier et les intervalles se remplissent d'un tissu conjonctif complètement énervé. On constate aussi, à ce niveau, l'existence d'un petit groupe de fascicules nerveux au voisinage immédiat d'une artère.

Bientôt le poplité externe, puis le poplité interne se dépouillent de leur manchon aréolaire; à 3 centim. environ de l'extrémité du bout central, le poplité interne seul en garde encore quelques vestiges. Entretemps, les champs névriculaires ont retrouvé la régularité de leur structure; la graisse a pénétré dans la masse épineuriale et chacun des poplités présente, ou peu s'en faut, l'apparence d'un nerf physiologique.

Côté gauche. — *Excision d'un segment de 1/2 c. Suture simple (non tubulaire) au catgut. Reproduction d'un court segment intercalaire. Pénétration dans le bout périphérique et rénovation complète de ses névricules.*

L'opération a été faite le même jour que pour le côté droit et pratiquée de la même façon. Seulement, au lieu d'insérer les bouts dans un tube de Neuber, ceux-ci ont été fixés à leur distance physiologique par un fil de catgut.

Le 14 Mars, l'animal a dévoré presque en entier ses trois derniers orteils. Le 15 Août, la plaie du pied était guérie sans que l'accident eût porté le moindre préjudice à la santé générale de l'animal.

Le 20 Juin 1883, c'est-à-dire après un délai égal à celui du côté droit, le nerf et ses principales branches sont mis à découvert.

Le renflement, ici encore, fait à peu près complètement défaut; la surface du nerf est seulement un peu inégale au niveau de la région qu'il devrait occuper.

Le poplité interne et le tibial postérieur sont pleins, blanc nacré, lisses, pourvus de nombreuses branches collatérales musculaires. On peut les poursuivre jusqu'aux orteils.

Le poplité externe, dans le point où il contourne le péroné, offre une particularité que l'on rencontrait aussi du côté droit, mais à un degré moins marqué. Il se divise en effet tout d'un coup en une dixaine de branches qui se perdent pour la plupart dans les masses musculaires voisines. Une de ces branches seulement, qui affecte le trajet du musculo-cutané, peut être poursuivie jusqu'à la région des orteils. Cette branche est d'ailleurs extrêmement grêle. Les muscles sont parfaitement sains, comme du côté droit.

Le nerf est placé dans une solution de bichromate de potassium à 2 %.

Analyse histologique. — L'exploration microscopique du tronc dans la région suturée (pl. VI, fig. iv) donne à peu près les mêmes résultats que du côté droit. Seulement la démarcation entre le bout central et le névrome y est plus nette encore. C'est à ce point que l'on éprouve les plus grandes difficultés, malgré le durcissement uniforme de la pièce, à obtenir des coupes longitudinales continues : les deux parties se séparent presque invariablement, sous l'action de rasoir, au niveau du point d'insertion du névrome.

De plus, pour la première fois, je constate l'absence du manchon périneuriculaire. Il n'est que virtuellement représenté par quelques rares et minuscules faisceaux disséminés autour des grands névricules. Toutefois les mêmes névricules renferment, dans leur zone marginale, un certain nombre de nouvelles fibres. L'un d'eux présente même dans son intérieur, et c'est là une circonstance assez remarquable, un véritable petit *névrome* composé de fibres serpentines, enchevètrées, englobant des tubes anciens plus ou moins dégénérés (fig. IV, 1). Au delà de ce névrome *intranévriculaire*, qui siége à une distance assez grande au dessus du point de section, les fibres nouvelles comme les fibres anciennes reprennent leur trajet rectiligne.

Le névrome de régénération (fig. IV, *B*) est très grêle; il ne renferme qu'un nombre relativement restreint de fibres et de fascicules dont la plupart, au lieu de former un lacis compacte et inextricable comme dans les cas précédents, se dirigent en droite ligne vers l'extrémité du névricule.

Au névrome succèdent presque immédiatement plusieurs névriculoïdes à contours assez nets, naissant à peu près tous au même niveau, à fibres longitudinales déjà mûres, logés dans un tissu conjonctif lâche parsemé déjà de cellules adipenses (pl, VI, fig. IV, 3). Ils ne tardent pas, après un très court trajet, à prendre presque tous la tangente et à se perdre dans les parties voisines. Dans le champ épineurial se montrent de plus quelques fascicules nerveux.

Au moment d'atteindre le commencement du bout périphérique, on voit se dessiner vers la surface du funicule une *protubérance* latérale relativement volumineuse constituée par un véritable tissu névromateux; du sein de cette protubérance naît un rudiment névriculaire qui s'en détache aussitôt pour aller se perdre dans les tissus adjacents.

Le moignon du bout périphérique apparaît enfin avec ses gros et nombreux névricules dont les fibres propres ont subi soit la dégénérescence segmentaire, soit la métamorphose noduleuse, soit même la dégénérescence atrophique, mais qui se sont infiltrés de fibres nouvelles. Ces névricules dégénérés ne composent pas à eux seuls le cordon nerveux. A côté et en dehors d'eux se retrouvent encore quelques-uns des fascicules libres émanant du névrome et un *névricule* très grêle de même provenance qui a échappé jusque là à la dispersion subie par ses congénères; ce dernier toutefois ne tarde pas à s'isoler du reste du cordon; il s'en sépare presque à angle droit et va plonger dans les masses musculaires voisines. Quant aux faisceaux libres disséminés dans le champ épineurial, ils subissent une raréfaction progressive au fur et à mesure que l'on s'éloigne du centre, et cet épuisement est assez rapide pour qu'à *un centimètre* déjà au-dessous du moignon périphérique, on ne rencontre plus une seule fibre vivante dans les espaces internévriculaires. Il n'en est pas de même des fibres névriculaires. Examinés à toutes les distances au-dessous de ce point, les névricules périphériques se montrent composés de *tubes vivants* au milieu desquels ne se retrouve plus le moindre vestige de myéline dégénérée.

Toutes les fibres musculaires examinées étaient absolument normales.

Le processus de régénération offre donc ici d'intéressantes particularités :

1° L'apparition tardive et l'indigence exceptionnelle de la formation périneuriculaire;

2° L'absence du renflement;

3° La formation de névromes accessoires développés l'un dans l'épaisseur d'un névricule central, l'autre vers le point de jonction du segment intercalaire avec le bout périphérique, à la suite sans doute d'un obstacle mécanique local;

4° L'excessive netteté de la démarcation entre la fin du bout central et le début du névrome de régénération;

5° La brièveté remarquable de la région névromateuse proprement dite;

6° Le contraste si marqué entre le nombre et la richesse des branches musculaires d'une part et, de l'autre, la pauvreté des filets destinés aux extrémités périphériques.

7° Enfin, la revivification intégrale des névricules séparés du centre.

Le succès si complet obtenu chez le chien II était peut-être exceptionnel. Il pouvait tenir à cette circonstance que les bouts étaient très-rapprochés : l'intervalle qui les séparait ne dépassant pas 1/2 centim. Il y avait lieu de se demander si en les distançant davantage la réussite serait aussi parfaite et si le processus s'accomplirait encore suivant le même mode.

L'expérience suivante est de nature à répondre à cette question.

Chien III. Côté droit. — *Excision d'un tronçon (1 centim.) du sciatique. Tubo-suture. Reproduction d'un segment névriculaire. Revivification complète du bout périphérique.*

Le 7 Décembre 1881, il est procédé à l'extirpation d'un segment du grand sciatique droit mesurant un centimètre. Les deux bouts sont insérés dans un drain d'osséine de 3 c. et fixés à une distance d'un centimètre l'un de l'autre.

La suture est faite, non au catgut, mais à la soie phéniquée. Les muscles et la peau sont suturés au catgut.

Le 11 Décembre, la plaie est complètement cicatrisée.

Le 19 Septembre 1883, soit 21 1/2 mois après l'opération, le nerf est disséqué puis extirpé.

Le tronc du nerf, très-aplati, est injecté et flasque. Il présente un renflement assez net auquel succède un cordon grêle de 3 centim. environ de longueur qui s'amincit de plus en plus et semble se perdre tout entier dans le tissu cicatriciel remplissant l'interstice musculaire. Néanmoins, un peu plus bas, on retrouve deux cordons nerveux grêles et blancs occupant exactement le trajet des poplités; l'un deux (poplité interne et tibial postérieur) peut être poursuivi jusqu'aux orteils.

Le bout est placé dans une solution d'acide chromique à 1/2 %, puis microtomisé et examiné.

Analyse histologique. — La région du renflement a été étudiée ici principalement sur des coupes longitudinales. Des deux cônes accolés par leur base pour constituer le renflement, le supérieur est exclusivement constitué par le bout central augmenté des fibres issues de la prolifération; l'inférieur est uniquement formé de fibres nouvelles. Le point où le nerf a subi sa première division correspond exactement à la partie la plus saillante du renflement.

Si l'on suit à travers le cône supérieur les fibres primitives du bout central depuis le moment où elles vont s'engager dans le renflement jusqu'au point de leur terminaison, on y rencontre les altérations suivantes :

Déjà à 3^{mm} environ de l'origine du renflement, la *gaîne myélinique* s'épaissit légèrement par places, de façon à faire perdre au tube nerveux l'uniformité de son diamètre. En même temps elle subit une granulification bientôt suivie d'une segmentation transversale grossière(1). On parvient encore, à ce niveau, à reconnaître la place des étranglements primitifs; mais nulle part on ne voit ceux-ci constituer une démarcation quant au degré ni quant à la forme de l'altération.

A mesure que l'on descend vers le point de section, le diamètre des fibres augmente; pour certaines d'entre elles, il atteint 26 μ. De ces fibres tuméfiées, les unes, qui gardent jusqu'au bout une couche myélinique épaisse mais fortement altérée, se terminent brusquement par une sorte de moignon légèrement renflé; chez d'autres, la substance myélinique, toujours dégénérée mais toujours aussi continue, s'arrête à une très-petite distance de l'extrémité de le fibre, qui, pour atteindre cette extrémité, se continue en un filament délicat, absolument vide, formé par la gaîne de Schwann rétractée. *Nulle part les noyaux n'ont proliféré* : ils paraissent même moins nombreux qu'à l'état normal.

Pour ce qui concerne les *cylindraxes*, on peut encore, par le carmin boracique, en reconnaître parfois la présence au milieu de la masse myélinique segmentée : il forme alors un tractus coloré, de *diamètre uniforme* mais dépassant sensiblement celui du cylindraxe normal, tractus que l'on parvient à poursuivre, sur certaines fibres, jusqu'à leur terminaison ultime. Les fibres où s'observe cette particularité sont celles qui s'interrompent subitement. Pour les autres, le cylindraxe ne dépasse pas le point où s'arrête la couche myélinique.

Au milieu des tubes dégénérés que je viens de décrire apparaissent déjà, surtout vers les bords des grands névricules, des fibres nerveuses nouvelles, isolées ou réunies en petits faisceaux compactes qui augmentent de volume et de nombre à mesure que l'on descend vers le point de section. Ces éléments (fibres de prolifération) présentent déjà pour la plupart une couche myélinique bien nette, mais très mince et faiblement teintée par l'osmium. Par contre, les noyaux y sont remarquablement nombreux.

La *direction* des fibres du bout central est la suivante :

Les fibres axiles des névricules, bien que légèrement ondulées, conservent leur disposition longitudinale primitive; mais les tubes *marginaux* s'infléchissent le plus souvent en dehors de façon à donner l'aspect d'un panache à l'extrémité des névricules.

---

(1) Cajo Peyrani (*Ueber die Degeneration durchschnittener Nervenfasern.* Biologisches Centralbl. Bd III, 1883, n° 1) a constaté dans des fibres dégénérées la formation de disques superposés constitués par de la matière granuleuse myélinique. Mais ces disques, dûs à des plis de la gaîne de Schwann, n'ont rien de commun avec ma segmentation transversale, car on les observe dans les fibres du bout périphérique et la phase qu'ils caractérisent succède à la formation des boules.

Les fibres *nouvelles* affectent la même direction que les fibres anciennes auprès desquelles elles se trouvent placées.

Enfin, les fascicules *circumnévriculaires*, composés de fibres jeunes pour la plupart légèrement myélinisées mais à étranglements très-distincts, adoptent presque immédiatement une forme flexueuse et suivent les directions les plus variées : on les voit serpenter et s'entrecroiser dans tous les sens de façon à communiquer aux sections longitudinales un aspect aréolaire non moins net que celui des coupes transversales.

Le *cône inférieur*, tout entier de nouvelle formation, se compose de deux ordres de fibres dont les qualités histologiques sont d'ailleurs identiques : les unes, constituant le prolongement des fibres de prolifération intranévriculaires du bout central, les autres continuant les fibres extranévriculaires. Voici quelle est leur direction respective :

Les premières, pendant quelques instants, gardent encore leur forme rectiligne et poursuivent directement leur marche vers la périphérie. Mais après un court trajet, elles deviennent onduleuses et se mettent à parcourir dans tous les sens le stroma conjontif. Les secondes, celles qui proviennent de la masse extranévriculaire, tendent de leur côté, tout en conservant leur apparence serpentine, à se porter vers l'axe du système où elles viennent se mêler intimement aux fibres de la première catégorie pour constituer avec elles le *névrome de régénération*. Il en résulte qu'à 2 ou 3^{mm} de l'extrémité terminale du bout central, le tissu du névrome pris dans son ensemble est devenu tout-à-fait homogène.

J'ai pu noter enfin que dans le cône supérieur le système artériel avait pris un développement considérable; le volume des vaisseaux avait beaucoup augmenté; leurs parois s'étaient hypertrophiées et leur trajet était devenu remarquablement flexueux. Dans le cône inférieur, au contraire, on ne rencontre pour ainsi dire que des capillaires.

Telle est la structure du renflement, étudiée surtout sur des coupes longitudinales.

Plus bas, à 12 ou 15^{mm} au-dessous de la fin du renflement, l'homogénéité de la masse névromateuse tend à disparaître. On voit se dessiner, à des niveaux un peu différents, des fascicules relativement volumineux qui prennent peu à peu une direction longitudinale et se groupent en faisceaux compactes. Les fibres serpentines qui les environnent subissent une raréfaction graduelle; elles font place à un stroma épineurial lâche qui s'infiltre rapidement de graisse. En même temps des gaînes lamelleuses s'organisent autour des faisceaux; la maturation des fibres s'achève; la substance endoneuriale se transforme. Il ne manque plus au nerf morphologiquement reconstitué que quelques perfectionnements de détail pour acquérir une structure normale.

Bientôt les névricules se divisent; leurs branches s'écartent les unes des autres, puis finissent par se résoudre en un certain nombre de fascicules nerveux qui atteignent sans s'épuiser complètement l'extrémité du filament central.

Bout périphérique. — Les deux nerfs offrent des névricules bien formés et *beaucoup plus volumineux* que ceux dont il vient d'être question. *Toutes leurs fibres sont vivantes*; mais les dimensions de ces fibres sont relativement restreintes : aucune d'elles n'atteint le diamètre des grosses fibres normales. Il faut remarquer aussi que l'ordination des fibres nouvelles s'écarte encore notablement de la disposition physiologique. Au lieu de se partager en espaces plus au moins polygonaux, le champ névriculaire est divisé en lobules *arrondis* séparés par des cloisons délicates mais chargées de noyaux. Ces lobules eux-mêmes se montrent composés pour la plus grande partie de petits fascicules également arrondis résultant manifestement d'une prolifération récente.

La description histologique qui précède et que j'ai condensée à dessein montre que, cette fois encore, il s'est produit aux dépens du bout central une véritable régénération d'un segment nerveux atteignant une longueur de plusieurs centimètres, absolument indépendant de bout périphérique, et que le bout périphérique lui-même s'est complètement revivifié par l'infiltration de fibres nerveuses nouvelles. J'ai pu en outre déterminer d'une façon plus précise que dans les cas précédents les circonstances qui interviennent dans la formation du renflement et le mode de dégénération des fibres centrales.

L'*organisation névriculaire* s'est faite ici suivant la règle; mais aucun des *névricules* nouveaux n'est parvenu à atteindre le *segment périphérique*. Celui-ci, réduit à ses propres névricules, eût été voué à une dégénérescence définitive si les éléments *internévriculaires* du prolongement central n'avaient réussi à y pénétrer. Il est à remarquer toutefois que les fibres nouvelles ne sont pas venues simplement occuper la place des fibres anciennes, en se casant directement dans les espaces ménagés entre les cloisons endoneuriales. Elles ont progressé et proliféré dans l'intérieur des névricules périphériques à peu près comme elles l'eussent fait dans un tube d'osséine.

Il y a lieu aussi de relever ce fait que les fibres d'un prolongement central très-grêle — et même seulement une partie de ces fibres — ont suffi à la rénovation complète d'un segment périphérique volumineux.

Pour ce qui concerne le *renflement*, les conditions qui en déterminent l'apparition sont les suivantes :

1° La tuméfaction dégénérative des anciens tubes;

2° L'interposition de fibres nouvelles;

3° Le développement progressif des manchons circumnévriculaires;

4° L'hypertrophie du tissu conjonctif épineurial.

Le *rétrécissement* qui se produit immédiatement au-dessous du point de section doit être attribué surtout à la disparition des névricules du bout central, à laquelle viennent s'ajouter l'inflexion vers l'axe des fibres corticales, la raréfaction graduelle des fibres ondulées, la résorption de la graisse et la rétraction sclérotique du stroma conjonctif.

L'aspect de la *dégénérescence du bout central* diffère sensiblement de celui que l'on observe d'habitude dans le bout périphérique. Nulle part en effet je n'ai rencontré dans les fibres centrales de boules myéliniques séparées par des étranglements. Les noyaux sont peu nombreux. Les tubes conservent partout leur forme cylindrique; ils présentent seulement, près du point de section, des ondulations légères. Fait plus remarquable, le *cylindraxe* est conservé chez un très grand nombre d'entre elles jusqu'à leur extrémité ou jusque tout près de leur extrémité.

Enfin, les fibres amputées se terminent soit par un renflement myélinique figurant une sorte de moignon, soit par un filament très-court constitué par la gaîne de Schwann vide et rétractée.

J'ai pu noter, en dernier lieu, une discordance inattendue entre l'aspect macroscopique du bout central et ses qualités microscopiques. La flaccidité et la translucidité du tissu, l'aplatissement du nerf dans tout le segment situé au-dessus du renflement semblaient indiquer une dégénération avancée, alors qu'en réalité il n'existait à ce niveau aucune altération microscopique des éléments nerveux.

Mais les résultats que je viens d'exposer représentent-ils en réalité l'évolution typique de la régénération nerveuse ? N'ont-ils pas été modifiés peut-être par l'intervention du drain? La résistance de l'osséine, par exemple, n'a-t-elle point excercé quelque influence — avantageuse ou désavantageuse — sur la progression des fibres? Ne se peut-il pas aussi que les sutures aient amené une certaine perturbation dans la marche du processus? Ce doute ne pouvait être levé qu'en supprimant le virolage. C'est ce qui a été fait dans l'expérience suivante pratiquée sur l'autre sciatique du même chien.

Côté gauche. — *Section simple du sciatique. Pas de suture. Revivification du bout périphérique jusqu'aux orteils.*

Chez le même animal, le sciatique gauche est divisé assez bas, immédiatement au-dessus de la bifurcation. Les bouts, rétractés et distants de 1 centimètre, sont abandonnés à eux-mêmes.

L'opération a été pratiquée le 7 décembre 1881.

Le 12 janvier 1882, la plaie était guérie.

Le 19 septembre 1883, le nerf est mis à nu.

Le tronc du sciatique présente la même flaccidité que du côté droit. Puis vient le renflement dont la configuration est régulièrement fusiforme. Puis un cordon continu, inégal, un peu plus mince seulement que le tronc, qui se divise bientôt en deux branches. Par leurs rapports et leur trajet, ces dernières correspondent exactement aux poplités et à leurs prolongements. Mais ici encore on observe la même particularité que chez le chien II, côté gauche. Chaque nerf se résout brusquement en un grand nombre de névricules qui s'étalent comme les nervures d'un éventail déployé. Cette dispersion s'opère, pour le tibial postérieur, au moment où il s'enfonce dans la masse musculaire de la jambe, immédiatement au-dessous du jarret, et pour le poplité externe à l'endroit même où il contourne le péroné. Parmi les névricules en question, il en est de plus volumineux que les autres qui, pour chaque nerf, poursuivent leur marche vers l'extrémité du membre en suivant le trajet régulier des branches terminales du sciatique.

Seulement, au voisinage de la région pédieuse, ces filets deviennent tellement grêles qui la dissection en est presque impossible.

Le nerf est extirpé et placé dans une solution d'acide chromique à 1/2 %.

Analyse histologique. — En ce qui concerne le *bout central*, on constate que la formation du renflement, celle du névrome de régénération et celle encore des névricules qui en dérivent s'effectuent dans les conditions habituelles. On trouve cependant à relever ici quelques particularités individuelles.

Ainsi la prolifération des fibres propres du bout central, au lieu de débuter à une certaine hauteur au dessus du renflement, ne commence à se manifester que très-bas, au niveau même de l'origine de la protubérance. Le tissu nerveux périneuriculaire n'apparaît non plus qu'à 2^{mm} environ de ce même point, soit à 6^{mm} au-dessus de l'extrémité du bout central.

En outre, dans les tubes altérés du bout central, on observe une dégénérescence *noduleuse* des mieux caractérisées et des segments entiers chez lesquels s'est opérée une résorption complète des produits de la dégénérescence ; le cylindraxe lui-même a disparu et le tube nerveux se trouve réduit à la gaîne de Schwann comme dans l'extrémité périphérique des nerfs séparés depuis longtemps du centre.

Quant à l'organisation des nouveaux névricules, au lieu de s'effectuer, comme du côté droit, à une assez grande distance du renflement (12 à 15^{mm}), on la voit débuter beaucoup plus haut, à un demi centimètre environ de l'extrémité du bout central. On voit même, à ce niveau, des ramuscules collatéraux émerger presque à angle droit, non des névricules déjà formés, mais du tissu aréolaire qui les entoure.

On peut donc dire qu'ici le double processus de la dégénération et de la régénération s'est accompli *sur un très-court espace.*

Une fois constitués, les névricules ne tardent pas à se grouper en deux systèmes inégaux parfaitement distincts : il se produit là une bifurcation virtuelle qui rappelle la bifurcation normale du sciatique. Mais au lieu de poursuivre directement leur trajet vers la périphérie, les névricules composant ces deux systèmes, névricules d'ailleurs imparfaits et toujours enveloppés de tissu neuro-aréolaire, se divisent en un grand nombre de petits faisceaux dont quelques-uns poursuivent leur trajet vers la périphérie, dont d'autres se perdent latéralement, dont d'autres enfin subissent une disgrégation complète.

A ce moment on voit se dessiner pour ainsi dire subitement, sur les coupes transversales, une image nouvelle fournie par le commencement du *bout périphérique.* D'abord irrégulière et diffuse, la masse se résout bientôt en un certain nombre de névricules très-nets, inégaux, de forme cylindrique, pourvus d'une gaîne lamelleuse à peu près parfaite, entourés seulement d'une zone de tissu conjonctif dense parcouru longitudinalement par des fibres nerveuses à tout degré de maturité. Cette dernière zone reste toujours un peu diffuse; elle est d'épaisseur très-variable; elle entoure complètement ou incomplètement le névricule. Une couche du même tissu neuro-tubulaire enveloppe en outre le principal faisceau vasculaire de nerf. Le tout est logé dans une gangue de tissu conjonctif lâche infiltré de graisse.

Mais les fibres nouvelles ne se rencontrent pas seulement autour des névricules. Elles pénètrent en grand nombre dans l'intérieur même des champs névriculaires, entre les fibres anciennes dégénérées dont elles amènent promptement la disparition. Les cloisons endoneuriales qui séparent les uns des autres les différents segments du névricule s'infiltrent elles-mêmes de fibres vivantes. Cette revivification des névricules périphériques s'étend jusqu'à la région pédieuse.

J'ai pu noter enfin la persistance exceptionnelle des traînées périneuriculaires. Celles-ci se prolongent en effet jusqu'à plus de *cinq centimètres* au dessous de la bifurcation.

Il s'est donc produit ici, sur un espace très-restreint, un travail de régénération des plus actifs. Non-seulement des névricules nouveaux se sont organisés aux dépens de la prolifération centrale, mais le bout périphérique lui-même s'est complètement revivifié. Toutefois la formation névriculaire n'a rempli qu'un rôle très-secondaire dans la restauration du cordon nerveux. La plupart des névricules nouveaux se sont en effet perdus en route, sans réussir à gagner le bout périphérique, et ceux qui sont parvenus à l'atteindre n'ont eux mêmes fourni qu'une très courte carrière. Le tissu neuro-aréolaire, lui, s'est épuisé plus lentement ; on en retrouve en effet des traces à 5 centim. en dessous du point de section.

Quant à la dégénération des fibres centrales, elle ne présentait plus du côté gauche les particularités relevées pour le côté droit. Elle ne différait plus morphologiquement de la dégénérescence avancée des segments nerveux séparés du centre.

Il convient de noter enfin d'une façon spéciale l'existence des formations neuro-aréolaires autour des vaisseaux. On verra dans la suite que ces manchons périvasculaires se rencontrent assez communément pour qu'on ne puisse considérer leur présence comme une éventualité accidentelle.

Chez le chien III, dont je viens de parler, l'écartement des bouts était d'un centimètre. Qu'advient-il lorsque l'intervalle est plus considérable encore et que l'on n'use d'aucun moyen de contention ni d'aucune espèce de tuteur artificiel ? La réponse à cette question est fournie par l'expérience suivante.

Chien IV. — *Excision d'un tronçon de 3 centim. Aucune espèce de suture. Reproduction d'un segment court et grêle. Pas de revivification du bout périphérique.*

Le 30 Septembre 1881, on pratique sur le tronc du sciatique une résection de 3 centim. et l'on abandonne les bouts dans la plaie. L'opération ressemble donc à celle du chien III, côté gauche, avec cette différence seulement que dans ce dernier cas, le nerf avait été simplement incisé et que l'écartement des deux bouts était beaucoup moins considérable.

Quelques jours après l'opération, à la suite du frottement du pied paralysé contre le sol, il se produit une ulcération à la face dorsale des orteils. Trois jours plus tard, l'animal dévore ses trois orteils externes.

La plaie de la cuisse est complètement cicatrisée le 19 Octobre et celle des orteils le 16 Novembre 1881.

Le 23 Mars 1883, soit 18 mois après l'opération, l'autopsie est pratiquée.

Le tronc du sciatique est mou et injecté. Le renflement, très prononcé, se prolonge en un funicule grêle et effilé qui n'a pas plus d'un centimètre et qui va se perdre dans la substance conjonctive de l'interstice musculaire.

Plus bas, on retrouve le segment périphérique dont le tissu est gris et mou. Il commence par un bout obtus et se divise bientôt en plusieurs branches. On ne parvient pas à le poursuivre beaucoup au delà de cette division.

Le tout est placé dans la solution éosinée composée dont j'ai donné la formule.

Analyse histologique. — La dégénérescence du bout central, très-apparente, commence à un demi centimètre de sa terminaison. A 2^{mm} de cette même extrémité, les tubes altérés atteignent 15μ de diamètre. Immédiatement au dessus de point de section, la dégénérescence affecte déjà la forme noduleuse; certaines de ces nodosités n'ont pas moins de 30μ d'épaisseur.

Le tissu aréolaire *périneuriculaire* apparaît à 7^{mm} environ du point de section. Il forme pour ainsi dire d'emblée autour de chacun des grands névricules une masse *énorme* dépassant du double celle des névricules eux mêmes (pl. VI, fig. I, 1, 1'). Les tubes nerveux qui entrent dans sa composition sont déjà fortement myélinisés. On distingue des étranglements très-nets, distants de 212μ, sur des tubes qui n'ont pas plus de 3μ de diamètre(1).

Au fur et à mesure que l'on approche du point de section, la proportion des fibres nerveuses augmente tandis que la masse conjonctive diminue. Il arrive un moment où par le nattage des fibres, par la gracilité, la disposition serpentine et l'enchevêtrement inextricable des fascicules, auxquels vient s'ajouter la raréfaction croissante du stroma, les manchons circumnévriculaires prennent l'aspect du plus pur tissu névromateux. Toute les fibres nerveuses qui entrent dans la composition de ce tissu sont pourvues d'une gaîne myélinique, même celles dont le diamètre ne dépasse pas 4μ.

Plusieurs artères flexueuses et dilatées rampent entre les névricules et l'une d'elles est entourée d'un véritable manchon conjonctivo-nerveux (pl. VI, fig. VIII, 2).

---

(1) Chez l'homme, où les dimensions des segments intercalaires diffèrent peu de celles des mêmes éléments chez le chien, la longueur moyenne du segment est seulement de 107μ pour des tubes larges de 3μ. (KEY et RETZIUS. *Studien in der Anatomie des Nervensystems.* etc. 2 Hälfte, 1 Abth. p. 85 et 87). Il existait donc, chez notre animal, une disproportion remarquable entre la largeur de la fibre et la distance des étranglements.

Le *névrome de régénération* n'offre ici rien de particulier, si ce n'est son volume considérable au niveau du point de section et le *contraste* surprenant que l'on observe entre l'énormité de ses dimensions et la gracilité du funicule nerveux auquel il donne naissance.

Le groupement des fibres en fascicules longitudinaux, puis en névricules, s'opère également suivant le mode typique. Deux de ces jeunes névricules s'échappent presque aussitôt par la tangente; un autre descend plus bas mais disparaît à son tour en plongeant obliquement dans les muscles voisins. D'autres enfin, en petit nombre, se prolongent jusqu'à l'extrémité du funicule.

Les tubes des névricules propres du *bout périphérique* ont tous dégénéré et aucune fibre nouvelle n'est venue les rajeunir. La dégénérescence noduleuse domine dans les parties rapprochées du moignon, l'obsolescence atrophique dans les segments éloignés. Les névricules en question tendent d'ailleurs à se scléroser en même temps que leurs contours deviennent moins nets et se fondent peu à peu dans la substance épineuriale qui s'est presque entièrement dépouillée de sa graisse.

Bien qu'une dégénérescence complète et définitive ait frappé tous les névricules anciens du bout périphérique, il se trouve pourtant que celui-ci n'est pas complètement dépourvu de fibres vivantes. Il vient en effet s'accoler à l'une de ses faces, un peu en dessous du moignon, tout un système minuscule de névriculoïdes exclusivement formés de fibres vivantes et jeunes. A vrai dire, cette union ne se maintient guère; après un court trajet, les névriculoïdes adventifs s'écartent de nouveau du tronc et l'on ne parvient plus à les poursuivre.

Ceci prouve que les éléments nouveaux provenant du bout central peuvent, dans certains cas, prendre une voie détournée pour atteindre le bout périphérique.

La régénération s'est donc bornée ici à la reproduction d'un court prolongement névriculaire, et cela malgré le développement excessif du tissu nerveux périneuriculaire. Ni dans les essais précédents, ni dans ceux qu'il me reste à décrire, je n'ai rencontré une disproportion aussi marquée entre le volume du névrome et les dimensions du funicule nerveux organisé à ses dépens. Il s'est produit là comme un avortement de la poussée régénératrice. Pas une des fibres nouvelles n'a réussi d'ailleurs à pénétrer dans l'intérieur des névricules périphériques; ceux-ci ont même fini par perdre presque entièrement leur individualité.

Il n'en a pas été tout-à-fait de même pour les espaces internévriculaires : une traînée névriculoïde provenant du bout central a réussi à y pénétrer par une voie détournée, mais pour s'en écarter de nouveau après un très-court trajet.

Chien V. — *Excision d'un tronçon de 1 1/2 c. Suture tubulaire. Formations névriculoïdes très-imparfaites. Revivification intégrale du bout périphérique.*

Le 10 Octobre 1881, le tronc du sciatique droit est excisé dans une étendue de 1 1/2 c. Les deux bouts sont insérés dans un tube de *caoutchouc* phéniqué de 3 centim. de longueur et fixés de manière à conserver leur distance normale. Les sutures sont faites à la soie carbolisée.

Les muscles et la peau sont également réunis au moyen de sutures de soie.

Quatre jours plus tard, la plaie se rouvre et donne une suppuration sanieuse abondante; mais peu à peu tout rentre dans l'ordre et le 17 Mars 1881, c'est-à-dire un mois après l'opération, la cicatrisation est complète.

Le 4 Mars 1883, soit après un délai de 17 mois, le sciatique est mis à nu.

Il est mou et aplati à sa partie supérieure. Le renflement est bien marqué, régulièrement fusiforme, dense et facile à isoler.

La partie du nerf qui fait suite au renflement est cylindrique, grêle, mais blanche et ferme. Elle ne tarde pas à se bifurquer comme dans les conditions normales et les deux nerfs, correspondant exactement aux deux poplités, peuvent être poursuivis jusqu'aux orteils. Ils émettent dans leur parcours des branches collatérales d'apparence absolument saine. Seulement les troncs eux-mêmes sont un peu grêles; le musculo-cutané notamment s'amincit considérablement vers son extrémité inférieure; il prend en même temps un aspect translucide et se perd un peu au dessus de la ligne malléolaire.

Plus le moindre vestige de caoutchouc.

Le nerf tout entier, qui mesure 31 centim. depuis le renflement jusqu'aux orteils, est extirpé et placé dans la solution éosinée dont la composition a été donnée précédement.

Analyse histologique. — A 9^{mm} au dessus de l'origine du renflement se montrent déjà en grand nombre, dans la région marginale du plus fort des névricules, des fibres grêles pourvues de noyaux volumineux et d'étranglements très apparents. Une partie de ces fibres reste disséminée entre les faisceaux anciens; une autre est déjà groupée en fascicules distincts.

A 6^{mm} au dessus du renflement, de petits fascicules à fines fibres longitudinales apparaissent autour du même névricule.

Trois millimètres plus bas, *le manchon* nerveux est déjà nettement indiqué; mais il n'occupe encore que les trois quarts de la circonférence du névricule et n'a qu'une très faible épaisseur. A ce même niveau, le second des grands névricules entre à son tour en prolifération; une petite protubérance infiltrée d'éléments conjonctivo-nerveux se montre en effet en l'un des points de la surface.

Un peu plus bas, le renflement se constitue à l'aide de ses éléments ordinaires. On remarque seulement que les manchons restent incomplets, c'est-à-dire qu'ils embrassent seulement la circonférence extérieure du névricule, en laissant libre la plus grande partie de leur surface tangentielle, que des cellules adipeuses s'y déposent en grand nombre, et qu'un faisceau artérioso-veineux se montre entouré d'une couche nerveuse mince et discontinue.

La *dégénérescence* des fibres de segment *central* débute à 4^{mm} environ de son extrémité. Elle affecte d'abord le type granuleux, puis elle passe rapidement à la forme noduleuse et l'on aperçoit même entre les nodules myéliniques de longs espaces où l'atrophie est complète. Le cylindraxe a disparu de toutes les fibres dégénérées.

On doit noter enfin que s'il se rencontre dans la région marginale du champ névriculaire des fibres neuves en abondance, l'axe du névricule en est par contre totalement dépourvu : il ne renferme que des tubes dégénérés.

Nulle part la moindre trace de caoutchouc.

Le cone *inférieur* de renflement offre également quelques curieuses aberrations. C'est ainsi qu'il existe dans l'axe du cone, immédiatement au dessous de l'arrêt du bout central, toute une zone formée par un reticulum très-fin et très-serré de tissu conjonctivo-élastique *absolument dépourvu de fibres nerveuses.* Cet énervement se maintient dans une longueur d'environ 2^{mm}. Il est dû sans aucun doute à la double circonstance que j'ai signalée plus haut : à savoir que la prolifération circumnévriculaire était nulle ou presque nulle dans la zone de contact des deux grands névricules, laquelle correspond à l'axe du nerf, et que l'axe des névricules centraux ne renfermait que des fibres dégénérées.

Faut-il attribuer également à cette cause l'imperfection évidente des formations névriculoïdes? Toujours est-il que ces dernières sont grêles, mal délimitées, et qu'elles subissent une disgrégation à peu près complète avant d'atteindre le bout périphérique.

Mais tout cela n'empêche pas les fibres nouvelles de pénétrer dans les névricules périphériques et de leur former des manchons continus jusqu'à une grande distance du moignon.

La revivification s'accomplit ici avec une grande rapidité, en ce sens que l'on ne retrouve déjà plus de fibres anciennes dégénérées dans les névricules du bout périphérique. La substitution se poursuit jusqu'à l'extrémité du musculo-cutané et presque dans les filets sous-cutanés de la région des orteils. On observe seulement que les fibres grêles, mais cependant myélinisées, sont plus nombreuses qu'à l'état normal et que beaucoup d'entre elles, groupées en petits fascicules, occupent de préférence la région marginale des névricules : d'où l'on peut conclure que la *prolifération se continue jusque dans les terminaisons périphériques du nerf.*

Malgré la distance assez grande qui séparait les deux bouts (1 1/2 c.), le résultat a donc été ici des plus complets au *point de vue de la revivification du bout périphérique.* Bien que la plaie ne se soit cicatrisée qu'après une longue période de suppuration, la restauration du nerf n'en a pas moins eu lieu. *Dix-sept mois ont suffi pour reproduire un segment nerveux de plus de 30 centimètres de longueur.*

A la vérité, le funicule intercalaire n'est point parvenu à se névriculiser. Faut-il en chercher la cause dans le développement insuffisant des manchons ou dans la stérilité de la région axile des névricules centraux? Il est probable qu'elle réside dans l'influence simultanée de ces deux conditions. C'est bien certainement à la dernière qu'il faut attribuer en tout cas l'énervement aussi complet qu'exceptionnel de la partie axile de la région sous-jacente au moignon central.

Chien VI. — *Incision simple du sciatique. Suture tubulaire. Formations névriculaires et revivification du bout périphérique.*

Le 23 Juin 1883, le tronc du sciatique gauche est divisé et ses deux bouts insérés dans un tube de *caoutchouc* carbolisé d'une longueur de 3 centim. Il reste entre les bouts un espace d'un centimètre.

Le 23 Septembre 1883, il s'établit une plaie fistuleuse qui ne parvient pas à guérir. La santé générale de l'animal subit de fréquentes alternatives. Elle finit cependant par devenir satisfaisante.

Le 4 Février 1884, soit environ 7 1/2 mois après l'opération, la fistule persiste encore. A cette date, l'animal est sacrifié.

Le tronc du sciatique est mou et plat; le renflement est représenté par une masse d'aspect fibreux très-inégale, très-volumineuse et très-adhérente. Le cordon qui fait suite au renflement est lui-même difficile à isoler et ses contours n'ont rien de régulier. Il se divise bientôt en deux branches. L'une, qui représente le poplité interne, peut être poursuivie jusqu'aux orteils. L'autre, le poplité externe, se partage, au moment où il devrait contourner le péroné, en trois ou quatre branches terminales qui divergent en éventail et se perdent immédiatement dans les muscles.

Le nerf est placé dans une solution d'acide chromique à 1 °/₀.

Analyse histologique. — La prolifération marginale commence ici à 1 centim. environ du point de section, dans le grand névricule et presque aussitôt après dans celui qui lui succède par ordre de volume. Cette prolifération s'accompagne ici d'une tuméfaction manifeste qui pour le grand névricule étend d'un quart son diamètre primitif.

L'exode commence un demi centimètre plus bas et le manchon forme immédiatement un cercle complet autour des névricules. Bientôt les deux névricules se trouvent englobés dans une masse aréolaire commune. De plus, à ce niveau, on distingue, surtout dans le grand névricule, une division très-nette du champ névriculaire en quatre zones :

1° Une région axile formée surtout de fibres en dégénérescence noduleuse logées dans une masse endoneuriale hyperplasiée. Entre ces tubes dégénérés, par ci par là des fibres nerveuses très-fines ne formant pas de fascicules (pl. VI, fig. v, 1).

2° Une région périaxile ne renfermant plus que quelques tubes anciens dégénérés, mais chargée par contre de fibres nouvelles toujours isolées (pl. VI, fig. v, 2).

3° Une zone marginale, tout-à-fait distincte de la précédente, composée exclusivement de fibres neuves groupées pour la plupart en fascicules cylindriques longitudinaux logés eux-mêmes dans du tissu conjonctif fibreux mais à trabécules délicates (pl. VI, fig. v, 3).

4° Enfin, la gaîne périneuriale qui a perdu en grande partie sa structure lamelleuse et qui se montre infiltrée de fascicules nerveux.

En dehors de la gaîne, du tissu aréolaire typique.

Plus bas, les grands névricules augmentent encore de diamètre, l'accroissement de volume portant principalement sur la zone marginale. Puis les fibres dégénérées disparaissent et le champ névriculaire tend à prendre une structure homogène qui se rapproche de plus en plus de celle du manchon aréolaire qui l'entoure. Un peu plus bas encore, la fusion devient complète.

Les petits névricules sont encore parfaitement distincts alors que les grands ont subi une métamorphose complète; mais bientôt ils se perdent dans la masse commune.

Le niveau de la section étant atteint, le *névrome de régénération* se constitue comme d'habitude; mais à peine a-t-il parcouru un trajet de quelques millimètres qu'il donne naissance à toute une série de *névriculoïdes* et que plusieurs de ces derniers s'en détachent obliquement pour se perdre dans les tissus ambiants. C'est-à-dire qu'à ce niveau déjà, le névrome émet des espèces de névricules collatéraux.

Il existe de plus un assez grand nombre de fibres et de fascicules isolés qui infiltrent la *substance musculaire* voisine et se répandent dans les intervalles de ses faisceaux.

Entretemps, sous l'influenee de ces émissions successives, le cordon névromateux a notablement diminué de volume; il a repris en outre en grande partie la structure aréolaire.

Si l'on suit les névricules de nouvelle formation qui restent incorporés à la masse, on constate que deux d'entre eux subissent une inflexion assez remarquable. Ils commencent par s'éloigner de l'axe du cordon et par prendre une position tout-à-fait latérale comme s'ils voulaient s'enfoncer dans les parois musculaires de l'interstice; mais au lieu de poursuivre leur marche aberrante, ils rentrent dans l'intérieur de la masse et se mettent de nouveau à cheminer en droite ligne vers la périphérie.

Alors a lieu la *rencontre* avec le bout périphérique. Les deux névricules dont il vient d'être question ainsi que ceux dont la direction n'a pas varié ne s'engagent point, comme on devrait s'y attendre, entre les névricules de ce dernier segment. Ils prennent tous la tangente et ne tardent pas à se perdre dans les tissus voisins après avoir subi une disgrégation plus ou moins complète. Il ne reste plus alors en présence du moignon périphérique que la traînée aréolaire abandonnée par les névricules de nouvelle formation. Celle-ci pénètre dans le champ épineurial périphérique, enveloppe chacun des névricules d'une gaîne plus ou moins épaisse et fournit en outre des fibres vivantes aux champs névriculaires.

D'abord chargés de tubes dégénérés, ces derniers s'en débarrassent peu à peu en raison de la prolifération des fibres nouvelles et il arrive au moment où les névricules périphériques ne renferment plus que des fibres vivantes, dont le volume pourtant ne devient jamais très-considérable.

Cette rénovation est accomplie à 4 centim. environ du point de section central. Il existe d'ailleurs sous ce rapport des différences individuelles remarquables. C'est ainsi que certains névricules contiennent, à un niveau donné, beaucoup plus de fibres nouvelles que les autres, et l'on peut constater que le degré de la revivification est en raison directe du volume des faisceaux.

Quant au tissu aréolaire, il subit une sclérose progressive, puis disparaît à 5 1/2 c. environ de la section centrale.

On remarquera que j'ai passé sous silence les altérations du drain de caoutchouc : ce n'est pas qu'elles ne présentent des particularités intéressantes, mais elles n'ont qu'un rapport indirect avec la question qui nous occupe.

Il s'est donc produit chez notre chien au bout d'un temps relativement court (7 1/2 mois) et en dépit d'une suppuration persistante une prolifération très-active du bout central avec une différentiation remarquable entre la zone axile et la zone marginale de champ névriculaire, une apparition hâtive et une formation profuse de névricules nouveaux, une pénétration de plusieurs de ces névricules dans le bout périphérique, sans préjudice d'émissions collatérales nombreuses, enfin une revivification imparfaite d'abord, puis complète des névricules du tibial postérieur, ceux du tibial antérieur et du musculo-cutané restant à peu près entièrement dégénérés.

Il faut noter encore que la production névriculaire a été non-seulement précoce mais soutenue, que néanmoins tous les névricules nouveaux ont disparu après un trajet relativement court, et que la traînée aréolaire elle même, bien qu'elle se soit prolongée ici jusqu'à 4 1/2 c. du point de section, a fini comme toujours par s'épuiser, et par le faire d'une façon complète, longtemps avant d'avoir atteint l'extrémité du membre.

Chien VII. — *Double rescision du sciatique. Inclusion dans un tube d'osséine fendu longitudinalement. Pas de formation névriculaire. Revivification complète du bout périphérique.*

Le 10 Octobre 1881, le tronc du sciatique droit subit l'opération suivante :

Deux entailles rectangulaires assez profondes pour dépasser l'axe du nerf sont pratiquées, l'une, la supérieure, sur le bord externe, l'autre, l'inférieure, sur le bord interne du cordon nerveux. Elles ont chacune un centimètre de longueur. Entre elles, un segment intact de quelques millimètres.

L'évidement ayant dépassé la ligne médiane du nerf, la partie périphérique du sciatique, c'est-à-dire celle qui est située au niveau et au delà de la seconde entaille, se trouve virtuellement séparée du centre. Le procédé de la double hémisection détermine ainsi une rupture effective de la continuité sans que le nerf ait subi nulle part une division transversale complète.

Il est à remarquer en outre que le segment plein interposé aux deux entailles renferme trois portions distinctes au point de vue de leurs attaches :

L'une, marginale, est séparée du centre mais non de la périphérie; une seconde, également marginale, mais occupant l'autre bord, reste en communication avec le centre, mais se trouve entièrement isolée de la périphérie; une troisième enfin, intermédiaire aux deux autres, est à la fois indépendante de la périphérie et du centre.

La région opérée est insérée dans un tube de Neuber mesurant trois centimètres, fendu d'un bout à l'autre dans le sens de sa longueur et dont les deux valves sont ensuite réunies en haut et en bas par des sutures au catgut. Un troisième fil fixe en outre le tube aux masses musculaires voisines.

Bien que les incisions aient été effectuées sans incident particulier et que la cicatrisation se soit faite régulièrement, l'animal a souffert des suites de l'opération; il a beaucoup maigri et a contracté au cou deux abcès qui ont abondamment suppuré.

Le 23 juillet 1883, c'est-à-dire après 21 1/2 mois environ, l'autopsie est pratiquée.

Le segment correspondant au point opéré est épais, d'apparence fibreuse. Au lieu de présenter la configuration fusiforme qu'il revêt d'habitude, il est irrégulièrement prismatique et sa surface est très-inégale. Un peu au-dessous de lui apparaît la bifurcation normale ; on peut poursuivre aisément jusqu'aux orteils les deux branches terminales munies de leurs rameaux collatéraux.

La pièce est placée dans une solution de bichromate d'ammonium à 3 °/₀.

Analyse histologique. — A quelques millimètres au-dessus du renflement commence la formation du tissu nerveux circumnévriculaire. Le nerf comporte à ce niveau cinq névricules. Comme toujours, deux d'entre eux, représentant les troncs des poplités, l'emportent notablement de volume sur les autres. Or, à l'encontre de ce qui s'observe habituellement, c'est autour du plus petit de ces deux névricules (le poplité externe) que débute la production nerveuse. Cette production acquiert presque subitement une importance telle qu'elle entoure le névricule d'un cercle complet dont l'épaisseur est relativement considérable. De plus, le susdit manchon pousse au dehors des protrusions volumineuses qui renferment déjà par places des faisceaux nerveux d'une certaine importance.

Un peu plus bas seulement le plus grand des névricules se met à son tour à proliférer ; mais il le fait dans une mesure restreinte et son manchon reste incomplet.

A mesure que l'on approche du point de section, le névricule externe, le premier entrepris, subit une trabéculisation grossière et une diffusion graduelle. Les fibres se gonflent ; les unes dégénèrent ; les autres, qui sont de beaucoup les plus nombreuses, deviennent le siége d'une prolifération active. Le manchon augmente d'épaisseur et ses faisceaux nerveux les plus externes vont même jusqu'à s'infiltrer dans les couches musculaires voisines dont le revêtement apenévrotique a disparu. Le volume de névricule lui-même s'accroît dans des proportions telles qu'il dépasse notablement celui de son congénère qui, par là, devient le plus exigu des deux. Notons aussi qu'une traînée de fascicules nerveux enveloppe l'artère satellite.

Les changements que l'on observe ici sont donc ceux que l'on rencontre habituellement dans les grands névricules du bout central sectionné.

Un peu plus bas, les deux névricules s'éclipsent successivement : le poplité externe d'abord, puis le poplité interne. Ils font place à un tissu névromateux homogène dont les faisceaux sont pour la plupart longitudinaux et qui conserve encore un certain temps la forme cylindroïde de ses progéniteurs. Cette masse névromateuse est longée par deux petits névricules vivants. L'un deux renferme dans son intérieur beaucoup de grosses fibres en voie de prolifération, sans qu'aucune fibre nouvelle ait encore franchi sa gaîne lamelleuse; ce névricule reste même entouré comme à l'état normal de sa couche adipeuse. La prolifération que l'on observe ici est sans doute le fait d'une influence *de voisinage*, car les deux névricules en question n'ont été sectionnés que beaucoup plus bas.

La masse névromateuse remplit d'abord complètement l'entaille; mais un peu plus bas, elle s'amincit et s'infléchit vers les névricules restants : d'où résulte une réduction très-sensible de diamètre de cordon.

La couche aréolaire amincie se divise alors en deux zones. La première, de forme très-irrégulière, prend une position latérale; elle devient de plus en plus diffuse; ses fascicules nerveux se raréfient et elle finit par s'atrophier.

La seconde au contraire, qui reste accolée au système névriculaire, se développe graduellement de façon à l'envelopper de toutes parts, mais sans jamais contracter de rapport immédiat avec la surface des névricules. Puis, tout d'un coup, ce même segment se développe latéralement en un amas considérable dont les dimensions transversales dépassent notablement celles du système névriculaire lui-même. Il se produit donc ici quelque chose d'analogue à l'une des formations névromateuses que j'ai signalées chez le chien II, côté gauche.

Cette espèce de tumeur névromateuse est sans doute le résultat de la collision qui s'établit entre elle et le tronçon intercalaire, car celui-ci apparaît presque immédiatement après avec ses névricules propres. La plupart de ces derniers sont profondément altérés. Les grands névricules notamment sont devenus presque indistincts. Quant aux deux petits névricules de tantôt, après avoir présenté les changements ordinaires des faisceaux sectionnés, ils disparaissent, tandis que deux autres petits névricules provenant sans doute d'une division antérieure se dessinent au milieu de la masse aréolaire. Ce sont ces deux derniers faisceaux qui, avec le tissu neuro-aréolaire dont ils se trouvent enveloppés, forment à eux seuls le funicule de la deuxième entaille. Ils sont exclusivement constitués par des fibres vivantes.

A mesure que l'on descend vers la périphérie, le funicule devient plus maigre; le tissu neuro-aréolaire s'amincit. Et quand arrive enfin le bout périphérique proprement dit, le tissu neuro-aréolaire restant se répand autour de ses névricules, petits et grands, et accompagne le tibial postérieur notamment jusqu'à plus de 4 centimètres au-dessous de la bifurcation effective des poplités. Toutefois, il se maintient comme plus haut à une certaine distance de la surface des névricules en formant autour d'eux une sorte de *halo* conjonctivo-nerveux.

En quelque point qu'on examine les poplités et leurs prolongements, depuis la bifurcation jusqu'aux orteils, ils sont exclusivement composés de fibres vivantes, pour la plupart de dimensions moyennes.

L'examen microscopique a donc démontré d'abord qu'en fait le bout périphérique a été complètement isolé du centre; les deux troncs (poplité interne et poplité externe) ont été tranchés chaque fois : on n'en retrouve plus de traces ni dans l'une, ni dans l'autre des entailles. Quant au filament épargné dans la première entaille, il était composé de deux névricules de second ordre appartenant au bout central, et le fond de la deuxième entaille était formé de deux autres petits névricules appartenant au bout périphérique.

En suivant le processus de haut en bas, on constate les particularités suivantes :

C'est par le névricule représentant le poplité externe, et non, comme d'habitude, par le poplité interne que débute ici la prolifération. Or, on peut s'assurer que, par le fait de l'obliquité de la section, c'est précisément le poplité externe qui a été tranché le plus près du centre.

A partir de la disparition des névricules sectionnés, le *prolongement névromateux* s'amincit jusque vers la fin de l'entaille : là, il présente tout-à-coup une expansion latérale volumineuse provenant sans doute de l'obstacle opposé à son développement centrifuge par la rencontre du segment intercalaire. Il parvient néanmoins à s'insinuer dans le segment en question; il le traverse; puis, gagnant la seconde entaille, il enveloppe les névricules du filament qui en forme le fond, atteint de là le bout périphérique proprement dit, et pénètre enfin dans le stroma épineurial de ce segment dont il accompagne le principal névricule jusqu'à plusieurs centimètres au-dessous du dernier point de section. Il est à noter toutefois que la traînée aréolaire se maintient à une distance respectueuse du névricule périphérique qu'elle accompagne, et qu'elle en reste constamment séparée par une couche adipeuse relativement épaisse.

Les *névricules périphériques* eux-mêmes ont totalement remplacé leurs éléments dégénérés par des fibres vivantes issues du bout central

Par contre, malgré l'activité de la prolifération, il ne s'est produit nulle part de nouveaux névricules, sans doute parce que la production névromateuse s'est heurtée trop tôt, au niveau de la fin de chaque entaille, à l'obstacle périphérique.

Chez tous les chiens opérés jusqu'ici, le nerf en expérience a été disséqué dans toute sa longueur, puis extirpé. Dans ces conditions, la *configuration* du funicule, surtout au niveau du renflement, n'a pu être fixée qu'avec une exactitude approximative. De plus, ses rapports avec les tissus ambiants, rompus par le scalpel, n'ont pas été nettement déterminés. Il a dû en être de même de la jonction du prolongement central avec le bout périphérique. Enfin, il n'est pas impossible que certains névricules, même parmi ceux inclus dans la gaîne de sciatique, aient échappé à la dissection.

Pour se faire une idée complète et précise de la façon dont se comporte sous ces différents rapports le sciatique divisé, il convenait donc de recourir à un autre procédé consistant à laisser le nerf en place et à débiter en tranches le membre tout entier ou au moins la région axile du membre hébergeant le cordon nerveux.

Cette méthode a été appliquée à l'examen du sciatique dans le cas suivant.

Chien VIII. — *Excision d'un segment de 3 centim. Tubo-suture. Pas de formation névriculaire. Revivification partielle du bout périphérique.*

Le 24 Octobre 1881, on pratique sur le sciatique droit la résection d'un tronçon de 3 centim. Les bouts sont insérés dans un tube d'osséine de 4 centim., de manière à leur conserver leur distance primitive.

La plaie guérit sans suppuration.

Le 12 Juin 1884, soit 2 ans et 8 mois après l'opération, l'animal est sacrifié.

Au lieu de disséquer le nerf dans toute sa longueur, la cuisse, la jambe et le pied ont été, après une congélation préalable, débités au moyen de traits de scie perpendiculaires à l'axe du membre en segments d'épaisseur à peu près uniforme (1 1/2 centim.).

Après un lavage préalable dans l'eau salée, ces morceaux ont été plongés dans l'alcool. Puis on a prélevé sur chacune de ces tranches un petit bloc cubique renfermant le nerf dans son intérieur. Les pièces ont été placées dans un mélange composé d'un solution de bichromate du potassium à 1/2 % (1 p.) et d'acide osmique à 1/2 % (1/2 p.). Les fragments de la jambe, conservés entiers, ont été traités par l'acide chromique pour la décalcification des os.

Analyse histologique. — On constate tout d'abord qu'à côté d'un système névriculaire volumineux inclus dans une seule et même gaîne se rencontre un groupe de névricules plus petits séparé du précédent par une cloison conjonctive, *mais renfermé comme lui dans l'interstice musculaire.* Or, tandis que le premier système présente les altérations habituelles du bout central d'un nerf divisé, son satellite est et reste absolument intact. Ce dernier a donc complétement échappé à la section, bien que celle-ci eût été pratiquée avec le plus grand soin et eût porté en apparence sur la totalité du nerf.

Si l'on suit les altérations du tronc divisé (sciatique proprement dit), on voit comme d'habitude le grand névricule s'entreprendre en tout premier lieu ; puis les faisceaux de second et de troisième ordre se modifier à leur tour, sans offrir d'ailleurs rien de particulier quant à la nature et à l'étendue de l'altération. Une *artère* qui longe un des névricules se montre entourée d'un manchon continu de tissu neuro-aréolaire.

Lorsque le bout central a disparu, la masse névromateuse affecte la configuration d'un prisme à trois pans dont les faces sont exactement parallèles aux parois de l'interstice. Elle n'a donc pas de forme propre: elle est comme moulée dans la cavité qui la renferme. De plus, sa couche périphérique est intimement unie aux aponévroses musculaires sans pourtant que ces membranes soient pénétrées par les filets nerveux.

Un peu plus bas, la masse s'aplatit comme l'interstice lui-même et ses contours deviennent plus irréguliers. Plus bas encore elle continue à s'amincir en se segmentant et prend un aspect tout-à-fait rubané. Son épaisseur ne dépasse guère alors 55 μ. Une couche assez épaisse de graisse vient séparer à ce niveau la lamelle nerveuse des parois aponévrotiques et pénètre même dans son intérieur. En même temps, le nombre des fascicules nerveux diminue et le tissu se sclérose.

Nulle part la moindre trace de formation névriculaire.

Le prolongement central semble avoir atteint à ce niveau (près de 4 centim. au-dessous de la fin du bout central) le terme de sa course. Mais au lieu d'assister à sa disparition, on le voit au contraire se renfler presque subitement pour englober dans sa masse le commencement des névricules périphériques qu'il rencontre précisément en ce point. Toutefois, comme chez le chien VII, les névricules en question restent individuellement entourés d'une zone adipeuse qui les sépare du tissu nerveux. Ce dernier subit d'ailleurs une sclérotisation progressive qui en amène rapidement l'atrophie. Toutefois, quelques fibres nerveuses ont pénétré dans l'intérieur même des névricules et contrastent avec les tubes en dégénération granuleuse et atrophique qui forment la plus grande partie de la masse névriculaire. Le bout périphérique ainsi constitué ne tarde pas à se diviser et à se subdiviser comme dans les conditions normales.

Cette constitution des névricules périphériques se maintient jusqu'à la région pédieuse.

Il suit de l'observation qui précède que le prolongement névromateux peut s'étendre à 3 centimètres environ au delà de la terminaison du bout central en suivant l'interstice musculaire *dont il prend exactement la forme.* Comme celui-ci s'aplatit graduellement d'avant en arrière, la masse nerveuse, d'abord prismatique, finit par prendre l'aspect d'une ruban large et mince. La traînée nerveuse que la dissection longitudinale fait apparaître comme une formation funiculaire n'est donc en réalité, au moins dans certains cas, qu'une *lamelle* circonscrite par les masses musculaires.

Guidée par l'interstice, elle peut atteindre le bout périphérique malgré l'éloignement relativement considérable de ce dernier et lui apporte encore assez de fibres pour en effectuer partiellement la rénovation.

Notre observation démontre aussi que le prolongement central peut parcourir un long trajet sans donner lieu à la moindre formation névriculaire.

Elle prouve enfin que l'on ne réussit pas toujours à obtenir la division totale du sciatique alors même que l'on procède à l'opération avec tout le soin désirable. Des névricules d'une certaine importance peuvent échapper à la section. C'est là un fait qui ne doit pas être perdu de vue dans l'appréciation de ces cas énigmatiques où la fonction d'un nerf paraît s'être rétablie sans que l'on ait observé sa restitution anatomique.

Passons maintenant aux recherches entreprises en vue de définir les influences qui assignent au prolongement névromateux la direction qu'il affecte.

CHIEN IX. — COTÉ DROIT. — *Hémisection du sciatique. Réversion de la portion divisée. Revivification du segment périphérique.*

Le 11 Juillet 1883, le tronc du sciatique *droit* préalablement dénudé et disséqué dans une certaine étendue est dissocié de façon à permettre l'isolement respectif de ses deux principaux funicules. La portion destinée à devenir le poplité interne est divisée assez bas, puis repliée sur elle même de façon à former une anse ouverte en haut. L'extrémité supérieure de la branche récurrente de l'anse est suturée au tronc du sciatique; elle mesure 3 1/2 centim.

De plus, une rescision de quelques millimètres de longueur et intéressant à peu près la moitié de l'épaisseur du funicule a été pratiquée vers la courbure de l'*U*, un peu au-dessus du point où le cordon commence à s'infléchir en bas et en dedans, cette dernière entaille ayant pour but de permettre éventuellement aux fibres nouvelles de se porter directement vers la périphérie sans être arrêtées par la gaîne lamelleuse.

Le 16 Juillet 1885, c'est-à-dire un an après l'opération, l'autopsie est pratiquée.

Le tronc du nerf est aplati, flasque, mou et fortement injecté. Il porte un renflement assez régulier, volumineux, déprimé dans le sens antéro-postérieur, formé par l'accolement de la branche récurrente et du tronc. Au dessous du renflement, une portion grêle, puis une légère tuméfaction à laquelle fait suite un cordon blanc, ferme, turgide qui, après avoir donné naissance à un beau funicule (saphène externe), se divise presque immédiatement en deux branches terminales représentant les poplités. Ces derniers offrent, comme le tronc lui-même, les qualités apparentes d'un nerf physiologique; ils sont suivis jusque tout près des orteils.

Analyse histologique. — La multiplication des petites fibres dans la région corticale du grand névricule commence déjà à 2 centim. au dessus de l'origine du renflement. Presque au même niveau apparaissent, en dehors de la gaîne lamelleuse, trois à quatre fascicules composés chacun d'un très-petit nombre de fibres (4 à 10).

A 6 millim. environ plus bas, sans que la prolifération dont je viens de parler ait fait de sensibles progrès, on voit se dessiner sur la coupe, du côté du poplité interne, une zone mince de tissu neurotubulaire, distincte et indépendante de celle qui est en train de se former autour du grand névricule, dont elle reste d'ailleurs séparée par une couche épaisse de tissu adipeux. Comme on le verra plus loin, ceci n'est autre chose que le prolongement *centripète* de la branche ascendante de l'anse formée par le poplité interne.

A mesure que l'on descend, la production nerveuse en question augmente de volume sans néanmoins se confondre avec la zone de prolifération circumnévriculaire qui, de son côté, s'est développée au point de constituer un véritable manchon. Et ce n'est pas seulement par leur indépendance topographique, mais aussi par leur structure, que les deux masses se distinguent l'une de l'autre. Tandis que le manchon ne renferme encore pour ainsi dire que des fibres très grêles à gaîne vitreuse, groupées en très-petits fascicules ondulés et enchevêtrés, la masse interne est déjà composée en grande partie de fascicules magnifiques, rectilignes, parallèles, relativement volumineux, individuellement entourés d'un cercle dense de tissu fibreux et dont les tubes atteignent pour la plupart des dimensions moyennes. Plus bas, la structure se modifie : elle devient à peu près partout identique à celle du névrome le plus parfait.

Cette dernière disposition se maintient jusqu'à quelques millimètres en dessous de l'origine du renflement. Mais à ce niveau les névricules récurrents font leur apparition. Ils occupent non pas l'axe mais la zone externe de la traînée ascendante.

A ce moment, la coupe offre un curieux aspect : celle d'un gros tronc un peu aplati qui renfermerait deux nerfs presque symétriques courant parallèlement l'un à l'autre et séparés seulement par une cloison fibreuse. L'un des deux, la branche *récurrente* du poplité interne, est cependant plus volumineux que l'autre : ce qui tient surtout à l'épaississement de la gangue périneuriale et aussi à l'accroissement du diamètre des névricules eux-mêmes. Ces derniers ont leur névrilemme presque effacé et leurs fascicules, composés uniquement de fibres vivantes, sont écartés par l'hyperplasie de l'endonèvre. De plus, tous ses névricules sont plongés dans une masse nerveuse aréolaire diffuse, tandis que le grand névricule du second nerf, et ce névricule seul, est entouré d'un manchon.

Le nerf *droit* présente, lui, les altérations qu'offre habituellement le bout central à une certaine distance du point de section : tuméfaction considérable des névricules, fibres dégénérées et fibres en prolifération active dans les champs névriculaires.

Le poplité externe, étranger d'ailleurs à la formation didymoïde dont je viens de parler, est toujours intact.

Ici, comme chez plusieurs autres de nos chiens, on observe un amas particulier de tissu aréolaire autour de l'artère ischiatique oblitérée.

Lorsqu'on arrive à proximité de l'anse proprement dite, on constate que sous l'influence sans doute de l'hémirescision qui a été pratiquée à ce niveau dans le cordon direct, son grand névricule devient diffus et trabéculaire dans sa portion externe ; il se modifie peu au contraire dans sa partie interne. Quelques millimètres plus bas, la première disparaît et est remplacée par une traînée de tissu névromateux qui continue son trajet. La seconde, au contraire, s'infléchit et se porte en bas et en dedans, accompagnée dans son trajet par quelques névricules secondaires qui ont échappé à la section.

Aucun de ces faisceaux, *là où ils forment le fond de l'anse*, n'est enveloppé de tissu aréolaire.

Mais que devient la traînée aréolaire dépendant de la branche récurrente? Va-t-elle prendre fin ou se continuer au dessous de l'anse? On devrait s'attendre à la voir disparaître, puisque le développement du tissu nerveux circumnévriculaire a lieu d'habitude du centre à la périphérie et qu'ici la périphérie est représentée non par l'extrémité inférieure mais par l'extrémité supérieure du cordon récurrent. Or, en fait, la traînée se prolonge vers le bas sans perdre sensiblement de son importance.

On se trouve donc ici encore en présence de deux tractus névromateux de nouvelle formation à peu près parallèles et séparés par de la graisse : l'un situé au côté interne, qui continue la branche récurrente, l'autre occupant la région externe et longeant le poplité externe, qui forme le prolongement de la branche directe.

Dans la première traînée, l'*interne*, se montrent bientôt des faisceaux relativement volumineux, cylindriques, limités par une membrane propre, que l'on serait tenté de considérer comme des névricules en voie d'organisation, mais qui, en réalité, se désagrègent un peu plus bas. A un niveau plus inférieur, le tractus aréolaire rencontre le bout périphérique du poplité interne dans les névricules duquel il s'insinue et dont il détermine la revivification complète. Une portion notable de ses fascicules accompagne en outre le nerf jusqu'à plus d'un centimètre au dessous du niveau de la section.

Le prolongement aréolaire *externe*, lui, se dissocie d'abord, puis se sclérose et s'atrophie, en sorte que le tronc du poplité externe, toujours intact, apparaît bientôt avec sa constitution et sa structure normales au milieu de son épinévre graisseux.

Mieux que partout ailleurs on peut étudier ici les dissemblances qui séparent les névricules *revivifiés* des névricules *qui n'ont jamais dégénéré*. Les tubes des névricules revivifiés sont pour la plupart moins volumineux; un grand nombre d'entre eux sont même d'une extrême ténuité; la couche myélinique n'y est jamais épaisse, bien qu'elle présente avec une remarquable netteté les incisures de Lanterman et ne se colore que faiblement par l'osmium. De plus, les tubes sont réunis en fascicules cylindroïdes entourés de gaînes conjonctives relativement épaisses et la substance endoneuriale ne renferme que de très-petits vaisseaux. Enfin, considéré dans son ensemble, le champ névriculaire présente un aspect homogène, au lieu d'offrir la systématisation hiérarchique que l'on observe dans les conditions normales.

En un mot, les névricules *revivifiés* offrent, ou peu s'en faut, les mêmes caractères qui les névricules *régénérés*.

La récapitulation des données qui précèdent conduit aux remarques suivantes :

1° Quand on fait une hémisection du sciatique et que l'on renverse sur elle-même la portion divisée en la fixant au tronc par un point de suture, les branches *récurrente* et *directe* se soudent latéralement l'une à l'autre de manière à constituer un cordon unique décomposable en deux moitiés presque complètement symétriques.

2° La branche *directe*, bien qu'éloignée en fait du point de section, subit déjà les altérations que présente le bout central au voisinage de ce point. Le grand névricule était en effet entouré d'un manchon complet avant même d'atteindre le commencement de la courbure.

3° A ce dernier niveau, au lieu de suivre la courbure du funicule nerveux qui lui a donné naissance, la substance neuro-aréolaire se condense en une longue et volumineuse traînée qui descend directement vers la périphérie en côtoyant la portion du sciatique qui n'a pas été divisée.

4° L'anse proprement dite, ou si l'on veut, la portion la plus profonde du repli reste *absolument dépourvue de substance nerveuse périneuriculaire*, bien qu'elle soit déjà presque entièrement constituée par des fibres nerveuses de nouvelle formation.

5° Mais la substance nerveuse périneuriculaire reparaît au moment où la récurrence commence à se dessiner, et l'on constate qu'elle se comporte ici de la même façon ou à peu près que pour la branche directe. En sorte que l'on a, d'un côté comme de l'autre, non-seulement une longue traînée qui part de l'extrémité latérale de l'anse nerveuse proprement dite pour se diriger vers la périphérie, mais encore une autre traînée, en continuité directe avec la première, qui remonte parallèlement à la direction générale du nerf. En suivant cette dernière de bas en haut, on constate qu'elle entoure d'abord les névricules de la branche récurrente; puis on la voit atteindre et dépasser leur extrémité libre pour remonter jusqu'à une certaine distance au-dessus de ladite extrémité sous forme d'un tractus indépendant.

La formation aréolaire se présente donc ici sous l'aspect remarquablement *symétrique* de deux tractus longitudinaux, distincts et parallèles appartenant l'un à la branche directe, l'autre à la branche récurrente de nerf. En dessous de l'anse, les deux tractus sont libres, c'est-à-dire qu'ils ne sont pas accompagnés des névricules dont ils dérivent. Il en est de même au-dessus du niveau de l'extrémité terminale (supérieure) de la branche récurrente.

Cette disposition pourrait être représentée par un *H* dont le trait transversal correspondrait à l'anse proprement dite et les branches verticales aux deux traînées neuro-aréolaires.

6° A un niveau plus inférieur, les deux tractus en question se comportent un peu différemment l'un de l'autre. Le tractus direct ne tarde pas à s'atrophier. Le récurrent, lui, rencontre le bout périphérique des névricules divisés; il infiltre alors ses fibres et ses faisceaux dans le champ épineurial et dans les névricules eux-mêmes. Mais tandis que la masse nerveuse épineuriale se raréfie de plus en plus et s'arrête après un trajet d'environ un centimètre, les fibres intranévriculaires poursuivent leur marche vers la périphérie et amènent ainsi la revivification complète du cordon nerveux.

La réversion du bout central d'un nerf n'est donc pas un obstacle à la rénovation du bout périphérique.

C'est là un fait dont l'importance pratique n'a pas besoin d'être signalée.

7° L'accolement des deux faisceaux névriculaires dont l'un, le faisceau direct, n'a pas perdu ses fibres primitives, mais dont l'autre, le faisceau récurrent, n'est plus composé que de fibres neuves, permet d'établir beaucoup plus nettement qu'il n'est possible de le faire dans les sections complètes les caractères différentiels des deux genres de formation. Ces différences, comme je l'ai fait voir, portent particulièrement sur le volume des tubes, sur l'épaisseur et le pouvoir de réduction de la couche myélinique, sur la structure, la forme et la distribution des fascicules.

Au point de vue spécial de la direction qu'affectent les éléments régénérés, on peut tirer des faits qui précèdent les conclusions suivantes :

1° Les traînées neuro-aréolaires peuvent prendre une direction ascendante et *remonter vers le centre* quand on renverse le sens normal du nerf.

2° Elles cessent d'accompagner les névricules dont elles dépendent du moment où ceux-ci prennent une position *transversale*. C'est-à-dire que la *direction des traînées est et demeure constamment longitudinale.* L'anse proprement dite se trouvait en effet absolument dégarnie de tissu aréolaire.

3° Par contre, les traînées en question semblent également aptes, dans certaines conditions, à se prolonger vers le haut et vers le bas. Témoin la traînée appartenant à la branche récurrente qui non-seulement remonte en suivant cette dernière, ce qui serait absolument régulier, mais descend librement aussi vers la périphérie.

La direction des traînées neuro-aréolaires n'est donc pas liée indissolublement à celle des névricules dont elles dérivent. Elle semble bien plutôt dépendre de la direction générale du nerf, qui est elle-même celle de l'interstice.

Dans le but de déterminer les lois qui précèdent à la constitution du *manchon* et les conditions dans lesquelles il se forme, j'ai pratiqué, sur le second sciatique du même chien, une simple ligature.

CHIEN IX. — CÔTÉ GAUCHE. *Constriction du sciatique par un fil d'argent. Maintien de la vitalité du segment situé en dessous de la ligature.*

Le 11 Juillet 1883, le tronc du sciatique gauche, immédiatement au dessus de sa bifurcation, est entouré par un fil d'argent trèsténu que l'on serre de façon à comprimer le nerf et que l'on fixe par un nœud ordinaire. La constriction est assez énergique pour provoquer des manifestations douloureuses au moment de l'application.

L'autopsie est faite le 16 Juillet 1884. Le tronc a son aspect et son volume normaux, sauf à l'endroit de la ligature où se dessine un renflement court et peu volumineux. Le fil d'argent s'aperçoit à travers les couches superficielles sous forme d'une strie noire transversale. Le renflement commence un peu au dessus de cette strie et se prolonge un peu au dessous. Les branches collatérales et terminales n'offrent aucune altération apparente.

La pièce est mise dans le liquide de Müller mélangé à parties égales avec une solution d'acide osmique à 1/2 °/₀.

Analyse histologique. — Ce qui frappe de prime abord, lorsque l'on examine le nerf à un niveau assez élevé au dessus du fil, c'est la multiplication exceptionnelle des éléments cellulaires de l'endonèvre, puis le début très-net de l'exode par les lamelles internes de la gaîne névriculaire.

On voit distinctement ces lamelles s'écarter d'abord l'une de l'autre en des points circonscrits, sans doute par le fait d'une accumulation excessive du liquide interlamellaire. En même temps les cellules formant le revêtement endothélial des lamelles se gonflent et se multiplient. Les unes, encore plus ou moins aplaties, restent adhérentes à la paroi; les autres, arrondies, occupent l'intérieur de la cavité dont elles ne remplissent jamais qu'incomplètement l'espace.

C'est seulement quand les voies sont ainsi préparées que les fibres de prolifération apparaissent au milieu des cellules. Ces fibres sont d'abord très-petites et très-peu nombreuses; mais si rares et si grêles qu'elles soient, elles se montrent déjà pourvues d'une gaîne myélinique et de fins noyaux allongés.

Puis l'on voit apparaître des fibres nouvelles en dehors de la gaîne, dans le tissu épineurial condensé, alors que les couches externes de la gaîne paraissent encore presque indemnes.

Si l'on examine de près les faisceaux du tissu conjonctif épineurial au moment où ils reçoivent dans leurs interstices les premières fibres nerveuses, on constate qu'ils se comportent, ou peu s'en faut, comme les lamelles de la gaîne. Leurs éléments endothéliaux se multiplient et se gonflent; les uns restent adhérents aux trabécules et leur forment parfois un revêtement continu; les autres se détachent et tombent dans la cavité qui subit en même temps une dilatation marquée. C'est au milieu de ces éléments libres qu'apparaissent les premiers tubes nerveux.

On pourrait donc considérer ces formations tout-à-fait primitives comme des névricules rudimentaires, le faisceau conjonctif représentant les lamelles de la gaîne, l'endothélium qui le tapisse correspondant au revêtement endothélial des lamelles, les cellules libres interposées aux fibres nerveuses figurant enfin les éléments endothéliaux de l'endonèvre.

Un peu plus bas, la couche corticale du grand névricule commence à se transformer en tissu neuro-aréolaire tandis que la gaîne s'infiltre complétement de fascicules nerveux et perd peu à peu son individualité.

Les deux névricules en arrivent alors à se confondre et le manchon qui les entourait d'abord séparément leur forme maintenant une enveloppe commune. Ce manchon lui-même présente ceci de particulier que ses fascicules nerveux gardent presque tous une direction *longitudinale*.

Puis, au moment où l'on va atteindre la région ligaturée, il se produit dans toute une portion de la zone marginale du champ névriculaire une altération dégénérative particulière des fibres que je n'ai observée dans aucun cas de section nerveuse. Voici en quoi elle consiste. Les *cylindraxes* commencent par devenir variqueux;

puis ils acquièrent, sans présenter la moindre trace de fibrillation, un volume énorme : de 20 à 40 μ. Leur substance reste d'abord colorable par le carmin boracique, mais elle le devient de moins en moins à mesure que l'altération se prononce. La couche myélinique s'atrophie par le fait sans doute de la tuméfaction excentrique du cylindraxe, et celui-ci vient en contact immédiat avec la gaîne de Schwann, laquelle s'entoure de son côté de noyaux nombreux, assez nombreux quelquefois pour être contigus. Il se produit donc là une hyperplasie de l'endothélium périvaginal de Key-Retzius.

Les cylindraxes en question ne se divisent jamais ultérieurement. Ils s'élargissent de plus en plus et perdent graduellement de leur réfringence; leurs contours deviennent irréguliers, festonnés, parfois même comme déchiquetés. Puis ils disparaissent presque subitement au niveau de la ligature.

Il est bon de noter toutefois qu'ils ne sont pas seuls à constituer la couche marginale du névricule; dans leurs intervalles existent encore en assez grand nombre des fibres intactes et des fibres de prolifération.

Quant à la région axiale du champ névriculaire, elle est occupée par des fibres vivantes, petites, chargées de noyaux et logées à même dans une masse de tissu endoneurial également très-nucléé. Nulle part de dégénérescence myélinique.

A l'endroit même où le fil entourait le nerf, l'aspect microscopique change tout à coup.

On observe tout d'abord, comme je l'ai dit tantôt, la disparition des cylindraxes à dégénération hyaline. Puis on constate que le vide circulaire laissé par l'extraction du fil occupe précisément la place normalement réservée à la gaîne lamelleuse; c'est-à-dire que le fil, lorsqu'il était en place, confinait directement à la substance névriculaire. Il s'est donc produit ici une atrophie des lamelles périneuriales à la suite sans doute de la compression exercée par le métal sur le faisceau névriculaire tuméfié.

On voit aussi le manchon neuro-aréolaire s'arrêter brusquement au niveau du fil. Tout au plus quelques rares fascicules nerveux se prolongent-ils au delà, et encore se montrent-ils à une grande distance du champ névriculaire. Ce dernier lui-même n'est plus constitué que par un stroma endoneurial épais, chargé d'une quantité innombrable de noyaux et parcouru par des fibres vivantes, petites pour la plupart, et dont aucune ne dépasse, en tout cas, les dimensions moyennes.

En dessous du fil, les névricules se reconstituent avec une grande rapidité et le nerf tend à reprendre ses caractères normaux. Les contours des névricules se régularisent de nouveau; la gaîne se reforme; le champ névriculaire subit une systématisation graduelle; le tissu neuro-aréolaire, déjà presque épuisé, disparaît d'une façon définitive; enfin, des cellules de graisse viennent infiltrer abondamment la substance épineuriale. N'étaient la gracilité relative des fibres nerveuses et la richesse nucléaire excessive de la substance endoneuriale, on croirait, à quelques millimètres déjà de la ligature, se trouver en présence d'un nerf absolument normal.

En pratiquant la ligature d'un nerf au lieu de le diviser, on devait s'attendre à des altérations analogues, mais non identiques, à celles que détermine la section. On provoque en effet par une opération comme par l'autre une irritation du nerf et une rupture des communications avec le centre. Mais, d'autre part, l'étranglement du nerf par un fil formé d'une substance inassimilable constitue un obstacle mécanique permanent qui ne se rencontre pas dans la section, et la rupture des communications centrales, au lieu d'être totale et absolue, reste partielle et incomplète.

L'observation qui précède a justifié de tout point ces présomptions.

Il s'est produit en effet, comme dans les sections, une prolifération nerveuse, un exode des fibres nouvelles et une diffusion des champs névriculaires au dessus de la ligature. Mais à côté de ces processus communs, on a pu observer ici certaines particularités qui semblent propres à la ligature.

En ce qui concerne la prolifération, on a vu qu'elle débutait à un niveau moins élevé et qu'elle était beaucoup moins considérable que dans la section.

Puis on constate que le tissu nerveux circumnévriculaire conserve jusque tout près de la ligature une structure *tubulaire* et s'arrête brusquement, comme devant un obstacle invincible, à l'instant où il arrive en contact avec le fil métallique.

La dégénérescence du bout central n'offre pas non plus les mêmes caractères que dans la section. Au lieu d'être myélinique, elle est *cylindraxiale* et se manifeste par une *tuméfaction hyaline* tout-à-fait particulière.

De plus, la gaîne lamelleuse subit au *niveau de la ligature* une véritable atrophie au lieu de se confondre avec les tissus adjacents.

Enfin, il ne se produit pas ici de *névrome de régénération*, et les névricules se reconstituent avec leurs caractères normaux, sauf la dimension de leurs fibres, presque immédiatement au-dessous de la ligature.

Il me reste maintenant à exposer les résultats de deux expériences instituées en vue d'étudier la puissance reproductrice d'un nerf épuisé déjà par une première régénération.

Chien X. — Côté gauche. — *Résection d'un tronçon de 2 centim. Suture au fil de soie. Revivification du bout périphérique. Vingt-deux mois plus tard, nouvelle résection (de 4 centim.) Suture tubulaire. Suppuration et gangrène. Régénération très-limitée.*

Le 2 Octobre 1882,un segment de 2 centim. est enlevé du sciatique gauche et les deux bouts sont réunis par un fil de soie de façon à leur conserver leur distance normale.

La plaie guérit très-vite.

Le 26 Janvier 1883, l'animal dévore tous les orteils de la patte opérée, le gros orteil et le deuxième orteil exceptés, sans que cette amputation autophagique nuise en rien à sa santé générale.

Le 24 Juillet 1884, donc 22 mois environ après la première opération, la cuisse est ouverte et le nerf est mis à nu.

Il apparaît avec un renflement très-net qui se continue en un tractus d'aspect fibreux très-difficile à isoler. On en extirpe un tronçon de 4 centim. de longueur, comprenant le renflement; il est plongé dans l'acide osmique à 1/2 %. Les deux bouts sont réunis par un tube d'osséine de 3 1/2 centim. Après avoir incisé la région postmalléolaire, on recherche le tibial postérieur que l'on y trouve facilement dans les conditions normales; mais on ne parvient point ici à le découvrir.

L'opération, cette fois, n'est pas suivie de réunion immédiate. La suppuration se déclare; il s'établit un trajet fistuleux et il se produit une rétraction très-prononcée du membre.

Le 17 Janvier 1885, soit 27 1/2 mois après la première résection et environ 6 mois après la seconde, l'animal succombe dans le marasme.

A l'ouverture de la cuisse, on constate que les muscles sont fortement altérés; ils sont jaunes et sclérosés. Le tissu de l'interstice est induré et le moignon central du nerf présente un aspect noirâtre, gangréneux. Ce moignon se prolonge en un tractus fibreux, diffus, qui semble ne pas contenir de substance nerveuse et va se perdre au niveau du jarret.

Il est impossible, malgré une dissection attentive, de découvrir le bout périphérique.

La pièce est plongée dans l'acide acétique glacial.

Analyse microscopique. — Tronçon extirpé sur l'animal vivant le 24 Juillet 1884. — Les modifications qu'il présente sont celles que l'on observe habituellement dans les résections du sciatique. C'est-à-dire qu'il se produit d'abord une prolifération névriculaire marginale, puis un manchon neuro-aréolaire primitivement discontinu autour des deux grands névricules, puis une fusion du champ névriculaire avec le tissu nerveux circonvoisin. On tombe ensuite sur le névrome de régénération qui se rétracte et se segmente sans former toutefois de véritables névricules. Alors a lieu la rencontre avec le bout périphérique dont les névricules, d'abord peu distincts et entourés de tissu conjonctivo-nerveux, prennent rapidement des contours très-nets, se dépouillent de la couche nerveuse qui les enveloppe et apparaissent alors avec tous les caractères des névricules normaux et composés comme eux exclusivement de fibres vivantes.

Les seules particularités que j'ai eu l'occasion de noter sont les suivantes :

1° *L'apparition d'un petit névrome dans l'intérieur même d'un névricule,* notablement au dessus du point de section. Comme dans les autres cas où cette formation a déjà été rencontrée, elle occupe la région marginale du névricule. Dans l'épaisseur de ce névrome, on constate l'existence de quelques fibres anciennes volumineuses et à demi dégénérées disséminées entre les nattes minuscules formées par les fibres nouvelles.

2° Au milieu du *névrome de régénération* se montrent des fils de soie absolument intacts, mais autour desquels s'est particulièrement condensé le tissu nerveux.

3° Au niveau du point où la masse névromateuse a subi déjà une raréfaction prononcée, les *vaisseaux* gardent encore autour d'eux une gaîne épaisse et continue de tissu nerveux.

4° Lors de la rencontre avec le *bout périphérique*, on constate que les névricules dont il se compose sont formés exclusivement de fibres vivantes *dès l'instant de leur apparition.* Leur *gaîne* elle-même se trouve infiltrée de fascicules nerveux.

La pénétration des fibres nouvelles dans le champ névriculaire ne se fait cependant pas partout de la même façon. Le champ en question se divise en effet, pour certains névricules, en deux zones distinctes. L'une, *marginale,* se montre presque immédiatement composée de fibres relativement *volumineuses* dont les faisceaux sont séparés par de minces cloisons endoneuriales et affectent une disposition systématique semblable à celle des névricules normaux. L'autre, qui occupe une position *axiale,* reste formée pendant un certain temps de fibres *fines* irrégulièrement disséminées dans le champ névriculaire au sein d'un stroma conjonctif compacte. Par la délicatesse de ses fibres, cette zone axiale offre un contraste marqué non-seulement avec la circonscription marginale, mais encore avec le tissu d'où elle tire son origine. Tandis que la substance neuro-aréolaire ne renferme pour ainsi dire à ce niveau que des tubes volumineux, la région axiale du névricule ne se compose que de fibres grêles. Plus bas seulement ces derniers acquièrent des dimensions plus considérables ; la densité de la substance endoneuriale diminue, les fascicules se groupent et la zone en question prend une structure normale.

Voici comment le fait peut s'interpréter. Le névricule qui présente la particularité que je viens de signaler n'a pas subi de prime abord dans toutes ses parties un égal degré d'altération. Telle de ses circonscriptions a subi une forte sclérose, telle autre est restée à peu près indemne. Que les fibres amenées par le névrome se présentent à l'entrée du névricule et elles y rencontrent des résistances inégales. Les régions condensées par la sclérose ne livreront passage qu'aux éléments les plus ténus, les plus délicats, tandis que les autres districts admettront sans difficulté des tubes de toute dimension. Encore ici, la raison du phénomène devrait donc être cherchée dans une de ces conditions mécaniques dont j'ai eu tant de fois déjà l'occasion de signaler l'influence.

Je dois noter enfin l'altération spéciale qu'avait subi l'*artère* du bout périphérique : elle présentait une hyperplasie colossale de sa couche endothéliale, laquelle égalait en épaisseur tout le reste de la paroi. Il en était résulté une oblitération à peu près complète de la lumière du vaisseau. Il s'agissait ici d'une multiplication avec tuméfaction vésiculeuse des éléments analogue à celle que *Durante* a le premier signalée à propos de la thrombose.

Nerf extirpé après la seconde opération. — Au point de vue qualitatif, le processus ne diffère pas sensiblement de celui de la première restauration. Encore ici l'on rencontre la même prolifération intra- et extranévriculaire, la désintégration de la gaîne, l'exode, la fusion des deux grands névricules, la formation d'un tissu neuro-tubulaire, puis celle d'un névrome de régénération, le groupement des fascicules en faisceaux longitudinaux, l'épuisement progressif du tissu nerveux. Seulement, au lieu d'avoir autour des névricules du bout central, lesquels d'ailleurs n'ont subi qu'une légère hyperplasie, des manchons continus, on ne trouve ici, en fait de formation circumnévriculaire, qu'une lamelle de tissu tubulaire plus épaisse au voisinage du grand névricule qu'ailleurs et limitée à l'un des bords de cordon.

Le névrome de régénération est formé surtout par le prolongement direct des fibres des *névricules* centraux, circonstance que l'on doit évidemment rapporter à la pauvreté relative du système périneuriculaire que je viens précisément de signaler. A son tour, l'origine névriculaire du névrome peut rendre compte de l'organisation exceptionnellement rapide des *faisceaux névriculoïdes* longitudinaux.

Mais ces faisceaux eux-mêmes, que l'on peut poursuivre au milieu du tractus fibreux formant le prolongement du bout central, n'atteignent que de faibles dimensions et leur nombre est des plus restreints. A quelques centimètres du niveau de la section, on n'en retrouve plus que trois ou quatre groupes autour de deux vaisseaux qui longent l'un des bords de cordon. Un peu plus bas, ils disparaissent avant d'avoir rencontré le bout périphérique.

Pas le moindre vestige de graisse autour des névricules centraux, même beaucoup au dessus de la section; l'épinèvre est constitué partout par du tissu conjonctif riche en éléments cellulaires.

L'osséine a complètement disparu.

La netteté des formes microscopiques montre d'ailleurs que la coloration noirâtre du moignon central n'était pas due à la gangrène.

On peut conclure de ce qui précède que, dans le cas de sections nerveuses réitérées, une première restauration n'épuise pas le pouvoir régénérateur d'un nerf.

Nous avons en effet réussi à obtenir ici la formation d'un prolongement nerveux de plusieurs centimètres aux dépens d'un bout central qui avait fourni une fois déjà à la revivification du bout périphérique. A la vérité, ce prolongement était grêle et pauvre en éléments nerveux et la prolifération centrale avait été moins active que dans le premier cas. Mais il ne faut pas oublier que l'opération a mal réussi, que l'inflammation a été intense, et que le nerf a longtemps baigné dans un foyer de suppuration.

CHIEN X. — CÔTÉ DROIT. — *Résection de 2 centim. Suture tubulaire. Reproduction intégrale. Seconde résection 22 mois après la première. Suppuration persistante. Revivification très-imparfaite du bout périphérique.*

Le 2 Octobre 1882, on pratique sur le sciatique droit la même opération que sur le sciatique gauche, avec cette différence seulement que les deux bouts sont unis par un *drain d'osséine* au lieu de l'être simplement par un fil de soie.

Le 26 Janvier 1883, l'animal dévore, ici comme au pied gauche, une partie de ses orteils.

Le 24 Juillet 1884, soit 22 mois environ après l'opération, le nerf est mis à nu. Il apparaît avec son renflement habituel, mais relativement peu prononcé et se continue directement avec le bout périphérique. On le coupe juste au niveau de la première section, c'est-à-dire au milieu même du renflement, et l'on pratique une autre division plus bas, à l'endroit où les deux branches terminales du nerf vont s'écarter l'une de l'autre. Le tronçon est enlevé et mis dans l'alcool absolu après avoir passé par des alcools plus faibles.

Puis le bout central est inséré dans un *tube de caoutchouc* de 4 centim. de longueur dont l'extrémité inférieure, au lieu d'être suturée au bout périphérique, est simplement fixée aux muscles avoisinants par de la soie phéniquée. Malgré une dissection attentive. on ne réussit pas à découvrir le tibial postérieur derrière la malléole.

Le 1er Octobre, il se déclare une suppuration abondante. Une fistule s'établit; puis le membre se rétracte et l'animal maigrit.

Il succombe le 17 Janvier 1885.

A l'autopsie, on constate la même altération des muscles qu'au côté gauche. De plus un épanchement sanguin abondant remplit l'interstice musculaire; au milieu du sang se retrouve le drain de caoutchouc; il est à peu près intact, encore muni de ses fils, mais tout-à-fait libre dans la cavité. Le tronc lui-même est presque complètement détruit : il faut, pour le découvrir, remonter jusqu'à la partie supérieure de la cuisse.

Le bout périphérique est introuvable. On tombe seulement, beaucoup plus bas, sur un filament très-grêle occupant le trajet du péronier superficiel.

La portion du bout central que l'on est parvenu à extirper est mise d'abord dans une solution à 1/2 °/₀ de chlorure d'or, puis dans l'acide osmique à 1/2 °/₀. Le petit tronçon musculo-cutané est porté directement dans une solution osmique d'abord très-faible (1/6 °/₀) puis de plus en plus concentrée.

Analyse histologique. — Le tronçon prélevé chez l'animal vivant n'offre aucune particularité digne de remarque. L'organisation du névrome de régénération, la collusion avec le bout périphérique, la rénovation des anciens névricules s'effectuent dans les conditions typiques.

Bout central extirpé après la mort de l'animal. — Le segment que l'on a pu recueillir se montre profondément altéré. On retrouve cependant encore les vestiges des deux principaux névricules; mais leurs contours sont devenus diffus, leur structure est aréolaire et le manchon qui les entoure est composé d'un stroma fibreux épais renfermant des fascicules nerveux de dimensions assez considérables mais de nombre restreint. Le grand névricule présente en outre un détail assez curieux. Son axe est traversé par un fil de soie dont les fibres sont intactes et dans lequel n'a pénétré ni un globule sanguin ni une fibre nerveuse. Ce fil de soie est lui-même entouré à distance, comme par un *halo*, d'une couche mince et dense de tissu conjonctif parcourue par des fascicules nerveux à fibres tressées dont la direction est presque partout transversale. Entre le fil de soie et le cercle en question, comme en dehors de ce dernier, se rencontre le tissu aréolaire qui forme, ainsi que je l'ai dit plus haut, le champ même du névricule.

Plus bas, le bout devient diffus, névromateux, et se perd dans un stroma conjonctif.

Segment du péronier. — Il se compose d'un grand nombre de névricules très-distincts, à gaîne lamelleuse intacte, dont la plupart des fibres présentent tous les signes de la dégénérescence atrophique. En examinant de près, on constate cependant de la manière la plus positive que trois de ces névricules renferment encore quelques tubes nerveux *intacts* disséminés dans le champ névriculaire.

Ici donc, le bout central qui une première fois avait fourni les éléments nécessaires à une régénération parfaite s'est trouvé dans l'impossibilité de suffire à une seconde restauration. Non pas que la prolifération habituelle n'ait pas eu lieu, mais parce que les conditions de milieu étaient trop défavorables pour qu'elle pût aboutir.

Mais, chose bien remarquable, une branche périphérique offrait encore, même à un niveau très-éloigné du centre, un certain nombre de fibres vivantes. Ces fibres dérivaient-elles du bout central et avaient-elles réussi à gagner par une voie détournée, comme j'en ai cité précédemment un exemple, le segment périphérique; ou bien provenaient-elles d'une anastomose périphérique ou de la récurrence? La seconde hypothèse me paraît devoir être considérée ici comme la plus vraisemblable.

CHIEN XI. — *Résection d'un segment de 2 centim. Suture au drain d'osséine. Restauration imparfaite du bout périphérique. Nouvelle résection portant sur le poplité interne, deux ans et demi après la première opération. Simple tubulisation du nerf. Reproduction extrêmement limitée.*

Le 3 Octobre 1881, chez un chien très-jeune (2 mois), on pratique sur le sciatique droit l'excision d'un segment de 2 centim. Les bouts sont réunis par un tube d'osséine de 3 centim.

Le 9 Octobre, la plaie est déjà presque entièrement cicatrisée. Le 14 Octobre, la guérison est complète.

Le 19 Mai 1884, c'est-à-dire plus de *deux ans et demi* après la première opération, on examine le tronc du nerf *in situ*, sans sacrifier l'animal.

On constate que la continuité du nerf, d'ailleurs libre de toute adhérence, est parfaitement rétablie. *Pas de renflement* au niveau de la section. La portion régénérée du nerf se distingue par sa gracilité, son aspect moins nacré et sa surface moins lisse. Elle mesure environ 16 millim.

On dissèque jusqu'au jarret de façon à arriver un peu au dessous de la bifurcation ; puis le *poplité interne* est sectionné assez haut et son bout central est inséré dans un drain d'osséine de petit calibre ayant 3 centim. de longueur. L'autre extrémité du drain, l'extrémité périphérique, est fixée à l'aide d'un point de suture aux parois musculaires de l'interstice. Quant au bout périphérique du même poplité interne, il est raccourci par l'*ablation d'un segment* de 2 centim., lequel est conservé dans le mélange éosiné ordinaire.

Le poplité externe reste libre et ne subit aucune nouvelle résection.

Le 17 Janvier 1885, donc *trois ans deux mois quinze jours* après la première opération et *huit mois* après la seconde, l'animal succombe. La plaie de la cuisse s'était rapidement cicatrisée; mais dans les derniers temps, une suppuration fistuleuse s'était établie au talon.

L'autopsie est alors pratiquée.

Le tronc du nerf, très-visible, est remarquablement flasque. Il présente un aspect strié particulier : ceci tient à ce que plusieurs de ses névricules étant presque translucides, les autres forment des raies blanches au milieu de la substance claire du cordon. Il se termine au milieu de la cuisse par un léger renflement olivaire.

Plus bas, à la partie moyenne du jarret, on découvre le *bout périphérique du poplité interne*. Le poplité externe et le péronier ne se retrouvent nulle part.

L'osséine a complètement disparu.

Le tout est enlevé et porté dans l'acide osmique à 1/6 °/₀ d'abord, puis dans des solutions de plus en plus concentrées.

Je dois ajouter qu'entre les deux opérations, 4 mois environ après la première, le cinquième orteil avait été désarticulé, plongé dans l'acide osmique et examiné séance tenante.

Analyse histologique. — Segment prélevé sur le poplité interne lors de la seconde opération. — On constate tout d'abord qu'il est formé par une sorte d'assemblage de névricules *anciens* et de névricules *nouveaux*.

Les premiers occupent la région axiale du cordon ; ils sont les plus volumineux et les plus nombreux et forment un système distinct. Tous ces névricules contiennent un très grand nombre de fibres en dégénérescence noduleuse et seulement quelques tubes vivants disséminés.

Les seconds, les névricules nouveaux, sont plus grêles que les précédents. Ils sont groupés en deux systèmes qui flanquent en quelque sorte, à droite et à gauche, le faisceau des anciens névricules. Les tubes qui les composent sont tous vivants et jeunes.

Les uns comme les autres sont d'ailleurs pourvus de gaînes lamelleuses irréprochables. Mais aucun deux n'est entouré d'une couche neuro-aréolaire. On remarque seulement qu'ils sont doublés d'une lame assez épaisse de tissu conjonctif au lieu d'être plongés directement, comme à l'état normal, dans une masse adipeuse.

Orteil enlevé 4 mois après la seconde opération. — En explorant la face profonde du tégument, on y découvre une toute petite traînée grisâtre qui se montre composée de fibres incolores, très minces, sans myéline, difficiles à isoler, qui ne sont autrechose que des tubes nerveux en dégénérescence atrophique.

Tronc du nerf avec son prolongement pris sur l'animal mort. — Le manchon périneuriculaire est magnifique, ainsi que le tissu du névrome. Celui-ci subit bientôt une sorte de bifurcation. L'un des tractus disparaît par une raréfaction progressive. L'autre, au milieu duquel ne tardent pas à se dessiner plusieurs névriculoïdes, se poursuit jusqu'au point où se termine le prolongement. Au fur et à mesure que l'on approche de son extrémité, on voit le tissu aréolaire se systématiser de plus en plus, tandis que les fascicules isolés tendent à disparaître. Cette systématisation aboutit en certains points à la formation de quelques petits névricules très-nets.

Tout près de l'extrémité, dans le renflement olivaire, surgissent plusieurs gros névricules (ceux du poplité interne) à contours diffus, entourés d'une couche encore épaisse de substance aréolaire et composés de fibres vivantes.

Enfin, la pointe terminale du renflement présente une structure névromateuse très-imparfaite et s'arrête presque aussitôt sans donner naissance à aucune formation névriculaire.

L'*osséine* a tout-à-fait disparu.

Le bout périphérique du poplité interne recueilli chez l'animal mort présente une dégénérescence complète.

L'animal a donc subi deux résections successives séparées par un laps de 2 ans et demi. La première, portant sur le tronc du nerf, a été suivie d'une revivification imparfaite du bout périphérique; des névricules de nouvelle formation ont bien pénétré dans le bout périphérique, mais les névricules anciens n'ont reçu que quelques fibres vivantes provenant du segment central. La seconde, intéressant seulement le poplité interne, a donné un résultat presque nul au point de vue de la régénération. Il est vrai que la seconde opération avait été pratiquée de telle sorte que la rencontre avec le bout périphérique ne pouvait avoir lieu; mais le bout central lui-même est resté presque complètement stérile.

Les conditions étaient pourtant dans l'espèce aussi favorables que possible. L'animal était très jeune; les opérations ont été exécutées sans le moindre accident; la suture tubulaire a été appliquée dans les deux cas; la réunion des plaies s'est faite sans suppuration; enfin, le délai qui s'est écoulé entre les deux résections a été considérable puisqu'il a dépassé deux ans et demi, et il s'est encore écoulé huit mois entre la seconde opération et le jour de l'autopsie. Ce qui prouve, ainsi que des observations précédentes tendaient déjà à la démontrer, que les régénérations *de seconde main* ne pourront s'obtenir que dans des conditions exceptionnelles.

ÉPICRISE.

Des faits individuels qui viennent d'être exposés il reste à dégager la formule synthétique de la régénération consécutive à la section des nerfs.

Tout d'abord, en parcourant les observations qui précèdent, on reconnaît immédiatement que certains résultats se reproduisent dans tous les cas où rien ne vient entraver la restauration du nerf; que d'autres au contraire sont inconstants; que d'autres enfin sont tout-à-fait exceptionnels. Les premiers seuls doivent servir à constituer le type, ou si l'on veut, à tracer le *schéma* du processus. Il faut donc s'attacher avant tout à les distinguer des autres et les soumettre à une étude approfondie. Or, voici, sous sa forme la plus succincte, la série de ces faits :

I. *Prolifération des tubes nerveux du bout central et exode des fibres nouvelles ;*

II. *Dégénération des fibres nerveuses appartenant au même segment ;*

III. *Formation d'un névrome de régénération ;*

IV. *Organisation de névricules nouveaux aux dépens de ce névrome ;*

V. *Collusion ou non du prolongement central avec le bout périphérique* ;

VI. *Dégénération et éventuellement revivification ultérieure du segment séparé du centre.*

Examinons de près chacun de ces points :

I. Prolifération et exode.

Il s'agit ici d'un phénomène de premier ordre puisque sans lui la régénération ne pourrait avoir lieu. On doit se demander d'abord en quoi consiste cette *prolifération*, quelle est sa cause déterminante et quelle est au juste sa valeur neurogénique. Il n'est pas non plus sans intérêt de déterminer son siége précis, c'est-à-dire de savoir où elle commence et où elle finit.

De même, pour l'*exode*, il importe de préciser la façon dont il s'accomplit, ainsi que la direction et l'étendue de la traînée nerveuse de nouvelle formation.

Il y a lieu enfin, bien que ce soit là un point accessoire, de s'assurer s'il existe ou non une corrélation constante entre l'aspect macroscopique et la composition histologique du nerf et de ses dépendances.

Je vais essayer de résoudre ces différentes questions à l'aide des données recueillies au cours de mes recherches.

1° *Mode de formation des fibres nouvelles.* — On a décrit jusqu'ici deux modes de prolifération des tubes nerveux. Le premier, indiqué par *Key* et *Retzius* dans leur grand ouvrage, et que l'on rencontrerait à l'état normal chez l'homme, consiste en une sorte *d'émission collatérale.* Une ou deux fibres s'embranchent sur le tube primitif comme un pétiole sur une tige, au niveau d'un étranglement annulaire.

Le second, observé d'abord sur le bout périphérique des nerfs sectionnés par *Remak* (1), puis, plus récemment, sur le bout central par *Ranvier* (2), *Neumann* (3) et *Hehn* (4), se caractérise par une production simultanée d'un assez grand nombre (4, 5 et même plus) de fibres nouvelles. C'est aux dépens du cylindraxe que se développent les éléments de seconde génération. Le cylindre commencerait par se tuméfier, puis se diviserait longitudinalement en fibrilles dont chacune s'entourerait ultérieurement d'une gaîne myélinique et d'une gaîne de Schwann et dont la réunion formerait de minuscules faisceaux à importance graduellement croissante. Ici comme dans le bourgeonnement latéral, ce serait encore au niveau d'un des derniers étranglements que s'effectuerait la multiplication. La gaîne de Schwann enveloppant le faisceau des fibres nouvelles finirait, d'après *Neumann* et *Eichhorst* (5), par se fondre dans le tissu de l'endonèvre.

Il existerait donc deux modes de prolifération : le *bourgeonnement latéral* ou *drageonnement* et la *fissiparité.* Je n'ai pu trouver nulle part, dans mes nerfs sectionnés, la trace d'un processus analogue à celui qu'ont fait connaître *Key* et *Retzius.* Les histologistes suédois ne l'ont d'ailleurs observé, je me hâte de le dire, que dans des conditions physiologiques.

---

(1) Remak. *Ueber die Wiedererzeugung von Nervenfasern.* (Virchow's Archiv, Bd XXIII, 1862.)

(2) Ranvier. *De la régénération des nerfs.* (Comptes-rendus, 24 Février 1873.)

(3) Neumann. *Ueber Degeneration und Regeneration zerquetscher Nerven.* (Archiv f. mikr. Anat. Bd XVIII, 1880.)

(4) Hehn. *Ueber Nervennaht.* (Antritt's Vorlesung. Wratsch, 1880.)

(5) Eichhorst. *Ueber Nervendegeneration und Nervenregeneration.* (Virchow's Archiv, Bd LIX, 1874.)

J'ai vu au contraire très-nettement, dans tous les cas où je l'ai cherché, le mode de prolifération décrit par *Ranvier*. Seulement, j'ai constaté que la gaîne *médullaire* primitive se maintenait elle-même pendant assez longtemps autour des cylindraxes secondaires et que ces derniers s'entouraient d'une gaîne vitreuse, puis d'une couche myélinique propre avant la disparition complète de la gaîne myélinique commune. Il est vrai de dire qu'au début, les gaînes secondaires sont extrêmement minces et ne réduisent que modérément l'acide osmique (1); mais elles n'en sont pas moins pourvues de magnifiques incisures. Les gaînes de Schwann des nouveaux éléments se forment vraisemblablement aux dépens des cellules de la gaîne primitive, car ces dernières se sont considérablement multipliées et viennent presque immédiatement s'interposer entre les fibres nouvelles.

Ces fibres secondaires, qui possèdent, on le voit, tous les attributs de la juvénilité, subissent évidemment une multiplication ultérieure, car on constate l'accroissement rapide de leur nombre et l'augmentation du diamètre des fascicules qu'elles ne tardent pas à constituer. Comment s'opère cette multiplication? On voit les fibres nouvelles prendre des dimensions plus considérables et subir une *maturation* graduelle. Mais une ou plusieurs d'entre elles croissent et mûrissent plus vite que les autres et donnent naissance, par un procédé semblable à celui qui s'observe dans la première génération, à une série de fibres tertiaires qui se subdivisent à leur tour.

Pendant ce temps, la gaîne fibrillaire nucléée de *Key* et *Retzius,* sous l'influence d'une poussée hyperplastique des plus actives, prend un développement considérable tout en présentant une multiplication marquée de ses éléments cellulaires. En sorte que chaque fascicule se trouve entouré d'une espèce d'adventice épaisse, compacte et riche en cellules.

---

(1) VIGNAL. (*Mémoire sur le développement des tubes nerveux chez les embryons de mammifères* Arch. de physiol. III^e^ série, t. I, 1883, p. 513) a noté le fait que chez l'embryon, la myéline prend une teinte de plus en plus foncée par l'action de l'acide osmique au fur et à mesure que l'âge de l'embryon augmente.

Le fait que j'ai pu observer ce processus en pleine activité chez des chiens opérés *depuis plusieurs années* tend à prouver que le travail neurogéniqne, qui, d'après *Ranvier*, débute quelques jours après la section, se poursuit presque indéfiniment dans le bout central des nerfs sectionnés.

2° *Valeur neurogénique de la prolifération du bout central.* La multiplication des fibres nouvelles dans le bout central est la condition *sine quâ non* de toutes les formations nerveuses ultérieures; mais existe-t-il un rapport constant entre l'effort proliférateur et l'importance des produits nerveux définitifs? Si l'on s'en tient aux données fournies par l'ensemble de mes observations, on devra considérer comme plus que douteuse l'existence de cette corrélation.

Chez le chien IV, par exemple, le développement considérable du renflement contraste singulièrement avec la gracilité du névricule terminal. Pour le chien VII, bien que l'hypertrophie des névricules centraux fût des plus accentuées, il ne s'est produit aucune formation névriculaire nouvelle. D'autre part, chez le chien II, côté gauche, où la prolifération du bout central était des moins actives, on a pu observer l'émission de névricules collatéraux volumineux. On pourrait objecter, pour ce dernier cas, que les fibres en excès ont eu tout le temps de se résorber. Mais l'objection trouverait sa réponse dans ce fait que chez le chien II, le délai n'a pas dépassé celui du chien IV et qu'il a été notablement intérieur à celui du chien VII.

Il faut donc bien admettre que d'autres conditions interviennent pour modifier dans un sens ou dans l'autre le résultat définitif dn processus : conditions d'âge, de santé générale, et surtout de milieu.

3° *Siége et limites de la prolifération.* — Le nerf sciatique, chez le chien, se compose invariablement de deux névricules volumineux mais d'un diamètre inégal, représentant respectivement le poplité interne et le poplité externe, et d'un nombre indéterminé de névricules beaucoup plus petits. Or, dans les cas de section complète, c'est par le plus grand des névricules que débute le procès générateur. Il n'entreprend qu'ultérieurement et dans une mesure relativement restreinte les autres névricules. C'est également là qu'il manifeste la plus grande activité.

J'avais signalé déjà cette particularité dans mon premier mémoire. Comme mon observation portait sur un seul cas, il y avait lieu de se demander si cela ne résultait pas d'une prédisposition individuelle. Mais la constance du fait, telle qu'elle ressort de mes nouvelles observations, démontre qu'il est l'expression d'une loi biologique qui ne semble souffrir aucune exception.

J'ai constaté en outre que, des deux grands névricules, c'est d'habitude le plus considérable, le poplité interne, qui prolifère ne premier lieu. Il existerait donc une relation directe entre le volume des névricules et leur aptitude neurogénique.

La raison du fait n'est pas facile à trouver. Peut-être réside-t-elle dans l'abondance relative des sucs parenchymateux jointe à l'ampleur des communications vasculaires sanguines.

Une règle non moins absolue est celle qui préside à la localisation du processus proliférateur dans l'intérieur même du névricule. C'est en effet toujours par la *zone marginale* que débute la multiplication des fibres.

Ici encore, la constance du phénomène doit le faire attribuer à une disposition organique préexistante. Quelle peut-être cette disposition? Il suffit de jeter un coup d'œil sur la coupe d'un nerf injecté suivant les procédés de *Ranvier* et de *Key-Retzius* pour s'apercevoir que dans toute l'étendue de la couche corticale du névricule, les espaces lymphatiques correspondant aux cloisons sont plus développés que partout ailleurs : il y a donc là comme une abondante réserve de sucs nutritifs dans laquelle les fibres marginales peuvent venir puiser largement et dont elles peuvent extraire les principes nécessaires à leur développement hyperplastique. D'un autre côté, les parois plus ou moins mobiles de ces larges espaces lymphatiques sont toujours prêtes à céder sous la pression des éléments nouveaux : pour se faire place, ceux-ci n'ont besoin que d'un léger effort. Il existe donc, dans la zone sous-jacente à la gaîne lamelleuse un ensemble de conditions favorables que l'on ne rencontre point dans la région axiale et qui peuvent expliquer jusqu'à un certain point la localisation marginale de la prolifération.

S'il est constant que la prolifération intéresse d'une façon toute spéciale la région marginale des grands névricules, la *hauteur* au niveau de laquelle elle débute n'a par contre absolument rien de fixe. D'après les notations que j'ai recueillies, elle varierait *d'un et demi centimètre* à *deux centimètres et demi* au dessus de l'extrémité du bout central : en moyenne donc, à *deux* centimètres du point de section. La prolifération, on le voit, débute assez haut, plus haut qu'on ne le supposerait si l'on s'en tenait aux indications d'ailleurs un peu vagues fournies sur ce point par *Ranvier*. Il est vrai que les conditions étaient différentes, mes observations ayant porté sur des animaux opérés depuis très longtemps.

Dans les cas de ligature, et non de section, il semble que la prolifération débute beaucoup plus bas, à quelques millimètres seulement au dessus de la ligature. (Chien IX, côté gauche).

Mais jusqu'où s'étend la prolifération ? Il est bien difficile d'en fixer la limite inférieure. Chez l'un de mes chiens (I), j'ai trouvé des traces manifestes de prolifération jusqu'à près de six centimètres au dessous de l'extrémité du bout central, dans les névricules de nouvelle formation et autour d'eux. Chez le chien V, j'ai pu observer les signes d'un travail prolifératеur, mais cette fois dans l'intérieur même des anciens névricules revivifiés, jusqu'à l'extrémité du membre.

3° *Exode.* — Loin de se cantonner dans le névricule au sein duquel elles ont pris naissance, les fibres nouvelles tendent à se répandre au dehors. A peine nées, elles commencent leur exode.

J'ai déjà fait connaître antérieurement le mécanisme de cette émigration. Il ne me reste plus qu'à compléter l'exposé de mon premier mémoire par quelques observations nouvelles.

Comme on devait le présumer, c'est par les *couches internes de la gaîne lamelleuse* que débute la diffusion des fibres. Les cellules endothéliales des lamelles se gonflent et se multiplient. C'est là le phénomène initial. Il est tellement caractéristique qu'il permet de déterminer à l'avance les points où va se produire l'infiltration nerveuse. Sous l'influence de cette prolifération cellulaire, les lamelles s'écartent les unes des autres de façon à ménager entre elles de petites cavités oblongues, dans l'intérieur desquelles on trouve souvent des cellules arrondies détachées de la paroi.

Dans les vides laissés entre les éléments cellulaires viennent s'insinuer les fibres nouvelles. Ce n'est donc pas la pression des éléments exodiques qui déterminent l'écartement des lamelles; mais ce sont ces dernières qui se séparent à l'avance pour livrer passage aux tubes nerveux.

Chose remarquable, la zone périneuriculaire de l'épinèvre se montre déjà envahie par les éléments nouveaux, alors que la couche *externe* de la gaîne lamelleuse semble encore indemne de toute infiltration nerveuse. Comme les fibres nouvelles ont dû forcément franchir cette couche externe pour atteindre l'épinèvre, il faut admettre que leur passage à travers les lamelles extérieures rencontre peu d'obstacle et qu'elles s'échappent en conséquence dans une direction plus horizontale.

Il s'écoule d'ailleurs un certain délai entre le moment où les fibres commencent à se multiplier à l'intérieur des névricules et l'instant où les premières fibres nouvelles font leur apparition dans le champ épineurial. C'est en moyenne à 9 ou 10 millim. de l'extrémité inférieure du bout central que se trouve accompli l'exode des *premières* fibres. Chez le chien III, côté gauche, c'est à 6 millim. seulement du point de section que l'émigration commençait.

Une fois sorties du névricule, les fibres prolifèrent de plus belle et forment autour des névricules, d'abord de simples protubérances, puis une couche continue qui augmente rapidement d'épaisseur.

A propos des protubérances dont je viens de parler, il est à remarquer qu'elles sont d'abord exclusivement composées d'un stroma conjonctif absolument dépourvu de fibres nerveuses et de graisse. C'est seulement plus tard que ces masses conjonctives se neurotisent. Il se produit donc ici quelque chose d'analogue à ce qui se passe dans la gaîne lamelleuse où l'on voit se dessiner à l'avance les trajets des fibres nerveuses.

Il est à noter aussi que la première apparition des fibres nouvelles se fait généralement, en dehors du grand névricule, à l'opposite du point par lequel celui-ci regarde son voisin. Et quand les principaux névricules sont entrepris tous deux, on peut s'assurer que la portion internévriculaire du champ épineurial résiste très-longtemps à l'invasion. Cette particularité est évidemment sous la dépendance d'une influence mécanique : il existe en effet autour des circonférences extérieures des névricules une large zone adipeuse aisément perméable, qui fait plus ou moins défaut entre leurs circonférences internes. Plus tard seulement l'infiltration nerveuse envahit la région réfractaire et enveloppe d'un *manchon* complet le cylindre névriculaire.

Il est exceptionnel de voir un manchon ininterrompu se constituer d'emblée. Le fait a été cependant observé chez le chien IV. Il est moins rare de voir le manchon rester mince et discontinu (chien II, côté gauche et chien V) ou acquérir des dimensions relativement énormes comme chez le chien IV (pl. VI, fig. 1). Il est d'ailleurs exposé à subir, même après sa formation, des alternatives nombreuses. Tantôt il se maintient sans solution de continuité; tantôt il se divise en segments isolés; tantôt il s'amincit après avoir augmenté de volume; d'autres fois encore, il s'écarte du névricule pour s'en rapprocher ensuite. Il arrive même qu'il s'interpose une couche adipeuse entre le névricule et lui.

On a pu voir enfin qu'il s'organisait parfois, dans l'intérieur de sa substance, des groupes de fascicules volumineux, prismatoïdes, nettement circonscrits, ressemblant à des névricules rudimentaires, mais que toujours ces espèces de névriculoïdes se désagrégeaient par la suite.

Si l'on compare les fibres nouvelles encore incluses dans le névricule avec les fibres émigrées, on constate dans leur disposition et leur groupement respectifs des différences frappantes.

Les fibres *intranévriculaires* sont toutes rectilignes ou très-légèrement ondulées, sauf chez le chien II, côté gauche et le chien X, côté gauche, où elles ont formé en un point circonscrit un véritable *névrome* microscopique. Nulle part non plus elles ne se réunissent en gros faisceaux.

Dans la couche *circumnévriculaire*, les fibres commencent encore par être rectilignes et longitudinales; mais bientôt elles s'infléchissent et s'entrecroisent dans tous les sens et forment parfois des paquets volumineux.

La raison de ces différences réside manifestement encore dans les conditions physiques du milieu. Les fibres intranévriculaires suivront naturellement la direction des fibres anciennes parce que c'est en côtoyant ces dernières que leur croissance rencontrera le moins d'obstacles. Les éléments extranévriculaires tombent au contraire immédiatement dans la masse conjonctive qui s'est substituée au préalable à la graisse épineuriale.

Au moment où commence l'exode, cette masse est encore molle et perméable et les éléments nerveux peuvent la parcourir en droite ligne. Mais plus tard la résistance du stroma, devenu plus fibreux et plus compacte par le fait de la sclérose, force les fascicules nerveux à changer de direction. Ceux-ci cherchent péniblement leur voie à travers le feutrage cicatriciel; ils ondulent et se contournent comme les faisceaux conjonctifs entre lesquels il est obligé de ramper. De là ce lacis nerveux qui communique à l'ensemble du tissu son aspect *aréolaire.*

C'est encore à l'intervention d'une condition mécanique qu'il convient de recourir pour expliquer l'apparition des petites traînées nerveuses, parfois même des véritables manchons que j'ai rencontrés souvent autour des *vaisseaux* satellites du nerf. (Chiens II, III côté gauche, IV, et X côté gauche.) Des fibres égarées loin du névricule auront pénétré pour ainsi dire accidentellement dans la gaîne vasculaire et trouvant là, en même temps qu'un tuteur constitué par la paroi du vaisseau, un espace longitudinal bien circonscrit et rempli d'un tissu lâche, elles s'y sont multipliées à l'aise et se sont mises à suivre la voie facile qui s'ouvrait devant elles. (Pl. VI, fig. 8.)

Que devient définitivement la *gaîne* lamelleuse au milieu de ce travail incessant de prolifération et d'émigration?

Bornée d'abord aux couches internes, la dissociation des lamelles finit par atteindre la zone extérieure de la gaîne. Il arrive un moment où la membrane névriculaire est complètement infiltrée de fascicules nerveux. En même temps, la substance propre des lamelles subit une métamorphose qui la rend absolument semblable au tissu stromatique de la couche neuro-aréolaire. La région marginale du névricule s'est également transformée : la substance endoneuriale s'y est épaissie et les fascicules nerveux ont atteint des dimensions plus considérables; en sorte qu'à ce stade avancé du processus, toute la zone corticale du névricule a pris une apparence presque identique à celle du manchon. Il n'existe plus alors de ligne de démarcation bien sensible entre la périphérie du champ névriculaire d'une part et le manchon circumnévriculaire de l'autre. Généralement cette évolution n'est entièrement accomplie qu'au voisinage immédiat du point de section. (Pl. VI, fig. 5.)

5° *Direction et étendue du surgeon nerveux.* — Lorsque les rapports du nerf n'ont pas été intentionnellement altérés, la traînée nerveuse qui succède au bout central poursuit directement son trajet vers la périphérie. Il peut se rencontrer à la vérité des fibres et des faisceaux qui vont se perdre dans les tissus ambiants; mais la grande masse parcourt longitudinalement et sans dévier de la ligne droite l'interstice musculaire.

Mais qu'advient-il lorsque le bout central lui-même a été artificiellement écarté de sa direction normale, lorsque, par exemple, on l'a renversé en partie de façon à donner au segment central une direction ascendante? La traînée suivra-t-elle alors la direction primitive du nerf, ou bien remontera-t-elle vers sa racine comme le bout dont elle émane? ou bien encore se prolongera-t-elle dans les deux sens à la fois?

L'expérience pratiquée chez le chien IX, côté droit, répond péremptoirement à cette question : c'est la troisième éventualité que l'on verra se réaliser, à savoir que la branche *directe* fournira une traînée centrifuge et la branche *récurrente* un prolongement centripète.

Il y a plus. Une autre traînée, émanant du point où l'anse nerveuse commence à remonter vers le centre, descendra directement vers l'extrémité du membre, formant ainsi comme un prolongement périphérique à la traînée récurrente. Comme le fond même de l'anse, c'est-à-dire la portion transversale du nerf, ne donne lieu à aucune émission ni même à aucune prolifération nerveuse, les traînées dont je viens de parler forment deux systèmes *distincts*, *longitudinaux* et *parallèles*.

Si donc, dans les résections ordinaires, le prolongement néo-nerveux se dirige vers la périphérie, ce n'est point parce qu'il émane du bout central sectionné, mais tout simplement parce qu'il trouve au-dessous de la section un milieu plus favorable à une progression directement centrifuge : l'interstice musculaire qu'il rencontre devant lui forme en effet un espace relativement vide où la résistance est moindre que partout ailleurs. Et si plus bas, après avoir rejoint le bout périphérique, il continue son trajet vers l'extrémité du membre, c'est qu'il trouve là encore, entre les névricules et surtout dans l'intérieur des névricules, des voies toutes tracées qu'il peut parcourir sans effort.

Nous avons donc ici une nouvelle preuve de l'influence puissante et incontestable qu'exercent les conditions mécaniques sur le processus de la restauration nerveuse.

La même action se manifeste d'une façon non moins évidente lorsque au lieu d'une section, on pratique une simple ligature du nerf comme chez le chien IX, côté gauche : la formation périneuriculaire se montre en effet impuissante à contourner l'obstacle que lui oppose le fil dont le nerf est entouré; elle s'arrête net ou peu s'en faut au niveau même de la ligature.

5° *Cause déterminante de la prolifération.* — Quelque simple que paraisse un processus normal ou pathologique, la cause en est toujours complexe. La prolifération consécutive à la section des nerfs n'échappe pas à cette inéluctable règle.

On peut poser en principe que tous les cylindraxes restés ne communication avec leur centre possèdent une tendance virtuelle à croître indéfiniment et d'une façon ininterrompue. Que l'on divise transversalement le tube nerveux, et cette disposition se traduira en fait : le cylindraxe se mettra presque aussitôt à pousser son prolongement vers la périphérie.

Mais si le principe de la *croissance centrifuge* des cylindraxes se trouvait seul en jeu, toutes les fibres indistinctement devraient prendre part à la régénération. Or, nous avons vu que le travail en question se répartit d'une façon très-inégale. D'abord, c'est la région marginale du névricule qui d'habitude en fait presque tous les frais : il est même des cas où la zone axiale semble y rester absolument étrangère. Puis il est un bon nombre de fibres anciennes qui non seulement ne donnent lieu à aucune espèce de bourgeonnement mais subissent même une dégénération complète.

Il est évident que cette double dérogation à la *loi de la récrescence* a sa raison d'être dans l'intervention de circonstances particulières. Parmi ces dernières figure en première l'*irritation traumatique.*

S'il paraît, à première vue, que l'irritation déterminée par la section doive porter uniformément sur l'ensemble des fibres névriculaires et qu'elle doive dès lors produire chez toutes les mêmes lésions, on pourra s'apercevoir, en examinant les choses de près, qu'elles se passent en réalité tout autrement. En effet, indépendamment de l'insulte résultant du trauma auquel ils ont été directement soumis, les tubes nerveux subissent encore ici une autre atteinte qui, pour n'être pas directe, n'en est pas moins effective. C'est celle de l'inflammation de la gaîne et aussi du tissu épineurial. L'*épineurite* et surtout la *périneurite* se sont montrées en effet dans tous les cas. Cela étant, n'a-t-on pas le droit de penser que parmi les éléments composant le névricule, ce seront précisément les faisceaux marginaux, c'est-à-dire ceux que leur situation met le plus directement en rapport avec les tissus enflammés, qui ressentiront le plus vivement les effets de cette inflammation? Ils recevront de ce chef comme un supplément d'irritation dont l'influence se traduira, soit par une activité neurogénique plus intense, soit par une résorption plus rapide des produits de la dégénération, résorption sans laquelle la récrescence des cylindraxes ne parviendrait point à s'accomplir. Ne faut-il pas en effet que les derniers segments du tube nerveux deviennent libres pour que le cylindraxe puisse grandir?

D'autre part, en se développant plus spécialement dans les régions marginales, la tuméfaction inflammatoire amènera fatalement, étant donnée l'inextensibilité de la gaîne, une compression des parties centrales. Privées de leur apport nutritif normal, ces dernières ne tarderont pas à dégénérer, ou bien, si elles l'ont fait déjà, ne réussiront jamais à se débarrasser des produits de la dégénérescence. De là l'infécondité définitive de la plupart des fibres axiales.

Ainsi s'explique le contraste si marqué que j'ai eu l'occasion de signaler entre les zones corticale et axiale des névricules du segment radiculaire.

La *multiplication* des cylindraxes n'a pas été observée, que je sache, dans les névrites simples. Il ne se produit guère, dans ces cas, qu'une infiltration globulaire et exsudative du tissu endoneurial et une tendance à l'atrophie directe des fibres nerveuses analogue à celle qui se montre dans le bout périphérique des nerfs sectionnés. Ce n'est donc pas l'inflammation pure et simple qui détermine la segmentation fibrillaire des cylindraxes. On ne peut l'attribuer non plus au fait spécial de la section, car la simple ligature donne lieu, ainsi qu'on l'a vu, à la même multiplication (Chien IX, côté gauche.) Il y a donc là une énigme dont le mot est encore à trouver. En attendant que la question soit objectivement résolue, voici une explication que l'on pourrait au moins, me semble-t-il, considérer comme plausible :

Le trauma amène une dégénérescence des segments terminaux des fibres du bout central. Cette altération dégénérative remonte, comme je l'ai démontré, à une assez grande distance au-dessus du niveau de la section. Des recherches antérieures ont prouvé de plus qu'elle était universelle. On aura donc, à un moment donné, entre l'extrémité du bout central et le niveau où cesse la dégénérescence, un segment névriculaire uniquement composé de fibres dégénérées, et immédiatement au-dessus de ce segment, un névricule sain que l'inflammation elle-même n'aura guère pu atteindre en raison de sa situation élevée. Il s'établit là, en d'autres termes, une démarcation plus ou moins nette entre le segment intact et le segment dégénéré. Que l'impulsion régénératrice commence alors à se faire sentir, et les bouts des cylindraxes appartenant à la portion vivante *tendront* aussitôt à s'allonger; mais ils rencontreront dans le *caput mortuum* qui encombre les tubes du segment altéré une véritable barrière qui s'opposera, *momentanément au moins,* à leur accroissement longitudinal. Leur expansion transversale pourra par contre s'effectuer à l'aise, puisque ni la prolifération des éléments endoneuriaux, ni l'intrusion des globules blancs, ni l'accumulation des liquides ne viendront y porter obstacle. Ils seront en état de s'élargir, mais non de s'allonger. Dans ces conditions, ne devra-t-on pas s'attendre à voir les fibrilles dont se compose normalement le cylindraxe s'écarter les unes des autres du moment où elles se mettront à croître, comme les poils d'un pinceau à pointe coupée dont l'extrémité est pressée perpendiculairement contre une surface résistante? Si les produits de l'obsolescence viennent à disparaître ultérieurement, les cylindraxes secondaires prendront leur essor vers la périphérie; si, au contraire, comme cela arrive dans la région axiale, les résidus myéliniques ne parviennent point à se résorber, la récrescence n'aura pas lieu.

On pourrait objecter que la multiplication des fibres s'observe aussi en dehors de la gaîne et se poursuit bien au-dessous du niveau de la section, c'est-à-dire dans des régions dépourvues de fibres anciennes et où, par conséquent, il ne peut plus être question de produits dégénérés. Mais il faut bien reconnaître qu'en échange, les fibres nouvelles viennent s'y heurter à chaque instant contre d'autres obstacles; elles doivent en effet s'y rencontrer fréquemment avec d'autres fascicules nerveux et se frayer péniblement leur voie à travers les faisceaux serrés du tissu conjonctif.

Un nerf ayant déjà fait les frais d'une première régénération est-il capable de subvenir à ceux d'une restauration ultérieure? C'est là une question intéressante à résoudre, car une solution affirmative impliquerait la possibilité de fabriquer des nerfs en nombre pour ainsi dire illimité. Pour élucider ce point, j'ai soumis deux chiens à des résections itératives. Chez le premier, l'intervalle entre les deux opérations a été de 22 mois; chez le second, de 2 ans et demi. Dans un cas seulement j'ai obtenu un résultat plus ou moins satisfaisant : malgré l'établissement d'une suppuration persistante, le nerf a poussé, après la deuxième résection, un prolongement de plusieurs centimètres. Les autres, car j'ai opéré les animaux des deux côtés, n'ont donné que des proliférations avortées. Il est vrai de dire que dans toutes ces expériences, les animaux ont très mal supporté la seconde opération, en dépit des soins qui avaient été pris pour éviter la suppuration. Je ne doute point qu'en perfectionnant la technique et en plaçant les animaux dans des conditions meilleures, on ne parvienne à obtenir plusieurs restaurations successives.

6° *Rapport entre la prolifération nerveuse et l'aspect macroscopique du nerf.* — C'est dans la multiplication des fibres qu'il faut chercher la cause principale, mais non exclusive, de la formation du *renflement.* Généralement en effet, l'accroissement de volume du tronc nerveux au niveau de la section est en raison directe de l'hyperplasie nerveuse. Cette corrélation se constate à l'évidence chez le chien IV où l'on voit un manchon énorme coïncider avec un renflement volumineux. Elle se manifeste également chez le chien II où l'on observe la coïncidence d'une tuméfaction à peine sensible avec une prolifération des plus restreintes.

Les deux autres facteurs qui concourent à la formation du renflement sont :

1° La tuméfaction du tissu endoneurial qui augmente dans une notable proportion le diamètre des grands névricules;

2° La substitution à la graisse épineuriale d'une couche plus ou moins épaisse de tissu conjonctif compacte;

3° La dégénérescence des fibres du bout central; mais cette dernière condition n'exerce qu'une influence peu appréciable sur l'accroissement des dimensions transversales du nerf.

On considère en général le renflement comme une formation *temporaire* destinée à subir à la longue une atrophie inévitable. Ceci n'est ni formellement vrai, ni absolument faux. Il est hors de doute que le renflement tend à diminuer de volume par la rétraction ultérieure de la couche conjonctive épineuriale et un peu aussi par la résorption des produits de la dégénérescence. Mais si la sclérose du tissu stromatique et la reprise des détritus myéliniques s'accomplissent en réalité, on peut affirmer que dans la plupart des cas, elles ne s'effectuent qu'avec une lenteur extraordinaire. Il arrive en effet qu'après un délai de 18 à 20 mois, les produits de la dégénérescence ne sont pas entamés; et d'autre part, la couche fibreuse a pris même avant ce temps une densité si grande qu'il ne lui est plus guère possible de subir encore par la suite une réduction de volume bien considérable.

II. Dégénérescence du bout central.

Tout d'abord il y a lieu de se demander si la dégénérescence du bout central est ou non un phénomène constant.

Je ne l'ai pas observée dans le cas qui a fait le sujet de mon premier travail; je ne l'ai pas rencontrée davantage chez le chien I. Mais elle s'est présentée plus ou moins nettement dans tous les autres cas. *Ranvier*, *Engelmann*, *Leegaard* et d'autres en ont d'ailleurs toujours constaté l'existence après la section et la ligature et ont même essayé d'en préciser l'étendue. Il serait donc irrationnel de conclure des résultats négatifs des deux premières observations à l'inconstance du phénomène. Suivant toute vraisemblance, la dégénérescence s'est établie dans les deux cas en question comme dans les autres; mais la longueur du délai qui s'est écoulé entre l'opération et l'examen du nerf, et sans doute aussi certaines conditions individuelles favorables ont permis la résorption intégrale des produits de la dégénérescence.

1° *Caractères de la dégénérescence.* — Quelle est maintenant la *nature* de cette dégénérescence qui affecte le bout central? Est-elle identique à celle du bout périphérique ou présente-t-elle des particularités qui l'en distinguent?

Si je n'avais eu sous les yeux que le nerf du chien II, côté droit, ou celui du chien III, côté droit, j'aurais été tenté d'opiner dans le dernier sens. L'absence presque complète de résorption du *caput mortuum* myélinique, la rareté des éléments nucléaires, la persistance d'un cylindraxe épais, régulier et colorable dans des tubes nerveux sectionnés depuis plus d'un an, tout cela offrait en effet un remarquable contraste avec l'aspect noduleux ou atrophique des fibres périphériques, avec la luxuriation de leurs noyaux, avec la disparition totale et universelle des cylindraxes. Même dans les cas où les différences sont moins tranchées, il n'existe presque jamais une similitude parfaite entre les deux processus. C'est ainsi que la tuméfaction des fibres est généralement plus considérable dans le bout central, que la phase noduleuse et la phase atrophique y sont beaucoup moins communes, que la rétraction du tissu endoneurial y est modérément accentuée, que la prolifération nucléaire y est nulle ou à peu près nulle.

Mais si l'on passe en revue toute la série, on constate que ces écarts ne se rencontrent pas tous simultanément et qu'ils deviennent même, dans certains cas, très difficilement appréciables. On n'est donc pas en droit d'affirmer que la dégénérescence du bout central *consécutive à la section* se distingue par des traits *essentiels* de la dégénérescence du bout périphérique.

Les différences que je viens de signaler s'expliquent d'ailleurs sans effort par cette circonstance que l'altération dégénérative du bout central est le fait du trauma d'abord, puis de l'inflammation qui lui succède, tandis que la raison de la dégénérescence du bout périphérique réside dans la rupture de ses communications avec le centre. Les fibres succombent dans les deux cas et le font sans doute à peu près simultanément. Seulement, les métamorphoses posthumes qu'elles subissent paraissent évoluer, au moins dans certains cas, plus rapidement chez les unes que chez les autres. Il résulte en effet des recherches de *Cajo Peyrani* (1) que les cylindraxes appartenant au *bout périphérique* des nerfs sectionnés sont déjà réduits vers la fin du premier septénaire à des points ou à des stries de forme généralement ondulée, et que tout vestige de cylindraxe a disparu complétement et définitivement 16 à 18 jours après l'opération.

Or ici, dans le bout central de nos sciatiques, on retrouvait parfois encore des cylindraxes morphologiquement intacts, ou peu s'en faut, après un délai de 18 mois (chien II, côté droit) et même de 21 mois et demi (chien III, côté droit). Toutefois, une pareille lenteur dans l'involution dégénérative du bout central est loin de s'observer chez tous les sujets. Pour le chien III, côté gauche et le chien V, par exemple, l'obsolescence centrale atteint le même degré que l'altération périphérique.

---

(1) C. Peyrani. *Ueber die Degeneration durchschnittener Nervenfasern.* (Biolog. Centralblatt, Bd III, n° 1, 1883.)

Quoi qu'il en soit de la diversité des formes que peut affecter la dégénérescence centrale dans les cas de *section*, elles ont toutes ceci de commun que l'altération porte principalement et primitivement sur la gaîne myélinique, et que la résorption de la myéline est consécutive à sa segmentation et à sa métamorphose graisseuse. Il semble ne pas en être de même dans le cas de simple *ligature.*

Chez le chien IX, côté gauche, où l'étranglement du nerf a été opéré au moyen d'un fil d'argent, c'est le *cylindraxe* qui paraît surtout subir les atteintes du procès nécrobiotique. Il présente d'abord une tuméfaction variqueuse, puis un gonflement général *énorme* avec une transformation très-finement granuleuse de sa substance; il perd en même temps sa forme régulièrement arrondie pour prendre sur la coupe des contours festonnés. En même temps, sans doute par l'effet de la compression centrifuge due à la tuméfaction croissante du cylindraxe, la gaîne myélinique s'amincit de plus en plus et disparaît par une sorte d'atrophie directe. Le cylindraxe vient alors en contact immédiat avec la paroi interne de la membrane de Schwann dont les cellules propres ont également disparu, tandis qu'au contraire, à l'extérieur de la membrane, les éléments de Key-Retzius ont subi une évidente multiplication.

Cette expansion transversale si remarquable des cylindraxes me paraît trouver son explication dans une circonstance d'ordre mécanique : à savoir la résistance opposée par la ligature à leur accroissement longitudinal. Ne pouvant progresser vers la périphérie, ils sont forcés de s'étendre dans l'autre sens.

2° *Siège de la dégénérescence.* — A la période avancée où nos chiens ont été examinés, les tubes dégénérés ne se rencontraient plus guère que dans la région *axiale* des névricules. Presque toujours la masse dégénérée est circonscrite par une zone de prolifération pure. Il faut admettre alors que les fibres dégénérées de la couche marginale ont disparu par résorption.

Mais il arrive aussi parfois que l'on voit persister un tissu de transition entre les deux circonscriptions névriculaires. C'est ainsi que dans certains névricules, on peut distinguer *trois* zones concentriques. L'une, la zone axiale proprement dite, se montre composée, exclusivement ou à peu de chose près, de fibres en dégénérescence granuleuse et noduleuse. La seconde, zone *périaxiale*, renferme à la fois, mais en proportion légèrement inégale, des fibres anciennes dégénérées et des tubes nouveaux. La troisième, couche *marginale*, est formée de tissu conjonctif aréolaire ne contenant que des fibres neuves. Si l'on ajoute à ces trois couches intranévriculaires la gaîne lamelleuse qui est encore suffisamment reconnaissable et l'étui de tissu aréolaire qui l'entoure, on arrive à un total de *cinq* couches de structure différente emboîtées les unes dans les autres. (Chien VI, pl. VI, fig. 5.)

D'où vient que la prolifération respecte aussi d'une façon presque absolue tout le district central du névricule? Sans doute à cause de la compression exercée sur les fibres de ce district par la pullulation des fibres marginales, laquelle, on le sait, constitue le phénomène initial du procès régénérateur.

3° *Limites de la dégénérescence.* — La dégénérescence des fibres centrales ne remonte jamais qu'à une distance relativement faible du point de section. Elle ne peut en effet, dans aucun cas, dépasser la hauteur au niveau de laquelle la fibre émet ses drageons. D'habitude, elle n'apparaît nettement qu'à quelques millimètres du point de section; mais on peut cependant la rencontrer déjà à *un centimètre* du même point. Toujours est-il qu'elle dépasse vers le haut, dans la plupart des cas, les limites qui lui ont été assignées par les auteurs qui se sont occupés de la section des nerfs. Il est vrai que leurs observations ont porté sur des cas relativement récents, c'est-à-dire dans lesquels l'examen du nerf a suivi d'assez près l'opération.

4° *Résorption des produits dégénérés.* — Je ne suis en possession d'aucun document nouveau pouvant servir à élucider cette question. Il n'est pas douteux que dans les cas plus ou moins récents, la reprise de la myéline altérée ne s'opère suivant le procédé indiqué par *Ranvier* (1) : immigration dans la gaîne de Schwann des cellules lymphatiques et absorption par ces derniers du détritus myélinique. Mais ici, il s'agissait de cas très anciens où l'émigration globulaire devait être réduite à son minimum. J'ai constaté d'ailleurs que la résorption ne s'effectuait d'habitude que dans les fibres appartenant à la zone corticale des névricules.

III. Névrome de régénération.

L'organisation du névrome de régénération mérite une étude particulière.

1° *Texture du névrome.* — Comme on l'a vu, il se compose essentiellement d'un stroma conjonctivo-élastique parcouru dans tous les sens par des fibres jeunes provenant de deux sources différentes : les tubes nouveaux intranévriculaires et ceux qui appartiennent aux manchons.

Ces derniers, avec leurs rejetons éventuels, représentent le principal contingent de la formation névromateuse. Il existe en effet entre le nombre des uns et le volume de l'autre une corrélation presque constante; je n'ai guère rencontré d'exception à cette règle que chez le chien X, côté gauche, lors de la seconde reproduction.

Le plus souvent il est encore possible de distinguer dans le segment supérieur du névrome les deux ordres de fibres. Les premières, les fibres d'origine névriculaire proprement dite, se portent en droite ligne vers la périphérie et sont situées dans l'axe du névrome, tandis que les secondes, dont la position est excentrique, offrent toujours une direction tortueuse. Mais cette double distinction s'efface invariablement après un court trajet et les deux espèces de fibres se mêlent et se confondent en un lacis inextricable.

---

(1) Ranvier. *Traité technique d'histologie*, Paris, 1878, p. 665.

Prise dans son ensemble, la masse est alors tout-à-fait homogène. Mais examinée de près, elle montre dans certains points des fascicules très-grêles et même des fibres isolées, dans d'autres des faisceaux volumineux. Ici, les tubes sont à peine myélinisés; ils sont même parfois si petits que l'on peut compter jusqu'à 13 fibres dans un espace de 20 μ. Là, au contraire, ils revêtent tous les attributs d'une maturation complète. Dans telle circonscription, c'est l'élément nerveux qui domine; dans telle autre, c'est le stroma conjonctif qui l'emporte. La charpente elle-même est formée tantôt de tractus délicats, tantôt de travées épaisses et compactes; le plus souvent des deux à la fois, les premiers occupant de préférence les régions centrales, les seconds les zones périphériques du névrome.

2° *Configuration du névrome.* — La *forme* du névrome est plus ou moins régulièrement conique, la base du cone toujours tournée en haut et appliquée contre le moignon central. Cette forme est déterminée par l'inflexion générale que subissent vers l'axe les faisceaux circonférentiels dès l'instant où vient à manquer le soutien que leur apportait le bout central.

Quelle que soit l'activité du travail neurogénique, jamais la portion inférieure du névrome n'atteint des dimensions équivalentes à celles du tronc primitif. Cela tient à ce qu'un grand nombre des fibres intégrantes du névrome se perdent en route. Les unes, rencontrant devant elles un obstacle insurmontable, avortent; d'autres déraillent et vont s'égarer dans le tissu circatriciel de l'interstice; quelques-unes même semblent vouloir, par une sorte de récurrence, regagner leur point de départ. Enfin, le stroma conjontif lui-même subit une atrophie manifeste.

3° *Siége et limites du névrome.* — Le névrome de régénération débute immédiatement au-dessus de la section et sa limite inférieure est marquée par le point au niveau duquel apparaissent les premiers rudiments névriculaires. Mais c'est là une limite plutôt virtuelle que réelle. En effet, le tissu névromateux ne s'arrête jamais en ce point. Seulement, il n'est plus alors, à vrai dire, qu'un élément contingent et non plus le substratum essentiel de la formation nerveuse. Il serait difficile au reste de fixer exactement, dans la plupart des cas, le niveau en question, car ce n'est le plus souvent qu'après plusieurs faux départs que le névricule parvient à conquérir une individualité définitive; et même alors, il ne le fait que graduellement, en passant par des transitions insensibles.

Il est cependant certains indices qui, indépendamment de l'apparition des névricules, permettent d'établir objectivement la limite inférieure de névrome proprement dit. C'est d'abord la raréfaction du tissu nerveux qui se produit pour ainsi dire subitement autour des névricules déjà formés. Puis, la transformation rapide du tissu fasciculaire du névrome en un véritable tissu aréolaire à mailles allongées tout-à-fait semblable à celui du manchon périneuriculaire du bout central.

J'ai pu constater, au surplus, que la limite inférieure du névrome était soumise à des variations individuelles considérables. Chez tel animal, elle est atteinte déjà à deux ou trois millimètres en dessous du point de section; chez tel autre, elle descend beaucoup plus bas, jusqu'à dix et quinze millimètres du même point. Au cas où l'on voudrait se contenter d'une moyenne, il faudrait, d'après cela, évaluer à *un demi-centimètre* la longueur du névrome proprement dit.

Désirant étudier la régénération dans ses stades les plus avancés, je n'ai pas cherché à déterminer le *délai* requis pour la névrotisation du segment cicatriciel dans le cas de rencontre entre le prolongement central et le bout périphérique. Mais un travail récent de *Johnson* (1) contient, en ce qui concerne ce point, des indications très-précises, que je me contenterai de reproduire. Chez le lapin, après une section simple, on trouvait déjà, au bout de 40 jours dans le cas de suture, au bout de 60 dans le cas de non suture, des faisceaux de fibres amyéliniques qui s'étendaient du bout central jusqu'au bout périphérique à travers la cicatrice. Vingt jours plus tard, soit 60 jours après l'opération pour les cas de suture, les fibres nerveuses contenaient pour la plupart de la myéline au niveau de la cicatrice et à la partie périphérique. Chez les animaux où la suture n'avait pas été pratiquée, la myélinisation des fibres tardait jusqu'au 71ᵉ jour.

---

(1) JOHNSON. *Bidrag til Kännedommen om nervsutur och nervtransplantation.* (Nordisk med. Arkiv, XIV, nº 27.)

4° *Affinités morphologiques du névrome de régénération.* — De tous les hyperplasmes pathologiques, le *névrome d'amputation* est celui qui présente avec le névrome de régénération la parenté la plus étroite. Ce qui n'a rien de surprenant puisqu'ils sont tous deux consécutifs à une section nerveuse et que la seule différence réside dans les conditions où se trouve placé le nerf après la section.

Pour faire ressortir cette analogie, il me suffira de reproduire ici quelques-unes des observations de *Hayem* et *Gilbert* (1), les plus récentes de toutes. Ces auteurs ont en effet constaté la variété de volume des névromes d'amputation et la part considérable que prennent à leur constitution les éléments nerveux. Ils ont également signalé les caractères juvéniles, le trajet sinueux, l'enchevêtrement inextricable de leurs fibres, lesquelles reconnaissent toutes, comme dans le névrome de régénération, une origine centrale. Il n'est pas jusqu'à la dégénérescence du bout central qui ne se manifeste ici comme dans la section simple des nerfs. *Hayem* et *Gilbert* ont donc parfaitement raison quand ils considèrent le névrome d'amputation comme *l'ébauche d'un travail régénérateur*. Mais ils vont au delà ou plutôt à l'encontre des faits quand ils invoquent l'absence du bout périphérique pour expliquer la formation des tumeurs terminales des nerfs dans les moignons des amputés. Mes observations démontrent surabondamment que le bout périphérique ne joue absolument aucun rôle dans le développement du renflement névromateux.

---

(1) Hayem et Gilbert. *Note sur les modifications du système nerveux chez un amputé.* (Archives de physiol. 1884, nº 4.)

Les névromes spontanés eux-mêmes ne sont pas sans offrir des analogies assez étroites avec le névrome de régénération. Tous les névromes non traumatiques ne sont pas naturellement dans ce cas. Par exemple, les névromes de la peau dont *v. Recklinghausen* a donné la description dans sa publication magistrale (1) ne sont le siège ni d'une production, ni d'une dégénération des fibres nerveuses : ils sont dûs seulement à une hyperplasie du tissu endoneurial de la région marginale des névricules. Mais à côté de ces tumeurs qu'il faudrait qualifier de *pseudo-névromes*, il existe toute une série d'hyperplasmes nerveux où, sans parler du trajet sinueux et de l'intrication des faisceaux, l'on rencontre des fibres nouvelles à tout degré de développement. Témoin les cas étudiés notamment par *Czerny* (2), par *P. Bruns* (3) et par *Stienon* (4).

Dans la tumeur de *Czerny*, les parties axiales se composaient de faisceaux formés par de longues cellules fusiformes avec des noyaux bacillaires et ondulés; puis venait une zone constituée par des fibres amyéliniques; puis enfin une dernière couche à tubes myéliniques. Les cellules de la première circonscription ont même été considérées par *Czerny* comme un stade embryonnaire des fibres de nouvelle génération.

P. Bruns a constaté également la présence de fibres amyéliniques dans les névromes plexiformes.

Enfin, dans une excellente étude qu'il a faite récemment de ce genre de névrome, *Stienon* a pu distinguer aussi, à côté de fibres en dégénérescence granuleuse et atrophique, des tubes myéliniques à moëlle mince et des fibres complètement amyéliniques.

---

(1) VON RECKLINGHAUSEN. *Ueber die multiplen Fibrome der Haut und ihre Beziehung zu den multiplen Neuromen*, Berlin, 1882.

(2) CZERNY. Langenbeck's Archiv, 1874, Bd XVII, 357.

(3) P. BRUNS. *Das Rankenneurom.* (Virchow's Archiv, 1870, L, 80 u. 112).

(4) STIENON. *Etude sur la structure du névrome.* Bruxelles, 1883.

IV. Organisation des névricules aux dépens du névrome.

La formation des névricules résulte d'une triple modification dans les éléments du névrome, modification portant 1° sur le mode de *groupement* des fibres, 2° sur la *direction* qu'elles affectent, 3° sur leur degré de *maturation.*

1° Dans toute l'étendue du névrome, les fibres nerveuses sont pour la plupart réunies en très-petits *fascicules,* lesquels rampent isolément dans le stroma conjonctif.

Déjà par ci par là, vers la partie inférieure du cone, on voit se dessiner un *faisceau* plus volumineux circonscrit par une enveloppe fibreuse d'épaisseur assez uniforme. Plus bas commencent à se dessiner, par suite de l'atrophie progressive des trabécules fibreuses en certains points de la masse, des *groupes de faisceaux* dans lesquels les fibres nerveuses et les faisceaux eux mêmes se sont étroitement accolés, sans autre interposition que celle d'une minime quantité de substance conjonctive délicate analogue au tissu normal de l'endonèvre. Ce sont là les *rudiments des névricules.*

Il ne faut pas s'imaginer cependant que tous ces petits faisceaux du début soient destinés à devenir ultérieurement de véritables névricules. On aurait tort également de croire que ces derniers, une fois constitués, doivent passer inéluctablement à l'état de névricules *parfaits* et *définitifs.* Ainsi que je l'ai fait remarquer déjà, ce n'est souvent qu'après une série d'efforts impuissants et de remaniements successifs que le processus de névriculation finit par aboutir. Il arrive même que la masse ne réussit jamais à s'organiser en névricule.

2° Pendant que s'établissent ces dispositions nouvelles, les faisceaux abandonnent leurs voies tortueuses pour se porter directement vers la périphérie. Toutes les fibres d'un même faisceau deviennent en outre tout à la fois rectilignes, parallèles et longitudinales. La substance fibreuse qui environne les faisceaux s'étale alors en une membrane stratifiée qui leur forme un véritable étui.

3° En même temps aussi, les tubes intégrants des faisceaux atteignent un degré de maturation plus avancé et plus uniforme. Les tubes transmis au névrome par le bout central ont acquis déjà pour la plupart une perfection presque physiologique, mais dans la masse névromateuse elle-même, les tubes en question émettent des fibres nouvelles qui ont besoin d'un certain délai pour accomplir leur évolution. Comme la prolifération tend à se ralentir à mesure que l'on descend vers la périphérie, et comme d'autre part la maturation des fibres est d'autant plus avancée que l'on se trouve à un niveau plus inférieur, on doit s'attendre à rencontrer dans la partie inférieure du névrome un excès considérable de fibres mûres. C'est ce qui se produit en réalité. Toutefois, la structure de ces fibres n'est pas encore irréprochable. Dans la plupart d'entre elles, la couche de myéline est relativement mince et beaucoup moins accessible à l'action de l'osmium que dans les conditions normales. C'est seulement dans les faisceaux longitudinaux dont j'ai précédemment parlé que l'évolution s'achève et que le tube nerveux atteint définitivement sa perfection physiologique.

Mais le tissu fasciculaire du névrome n'est pas employé tout entier, loin de là, à l'édification des névricules nouveaux. Qu'advient-il donc du reliquat?

Toujours, quand il ne rencontre pas le bout périphérique, il tend à disparaître par une sorte d'épuisement progressif. Généralement il commence par subir une sorte de systématisation, c'est-à-dire qu'il se subdivise en autant de circonscriptions qu'il y a de névricules; chacune d'elles, si elle ne l'a déjà fait, échange sa disposition fasciculaire contre une structure aréolaire semblable à celle du manchon périneuriculaire du bout central et forme autour du névricule correspondant une enveloppe lamelliforme d'épaisseur variable. La gaîne ainsi constituée rappelle d'une façon saisissante la disposition observée dans le cone supérieur du renflement. Puis la gaîne en question s'amincit; les fascicules nerveux qu'elle renferme deviennent de plus en plus rares et de plus en plus grêles. Elle s'atrophie et disparaît enfin comme un échafaudage après l'achèvement de l'édifice à la construction duquel il a servi. Quant aux vides que laisse sa disparition, ils sont immédiatement comblés par des dépôts adipeux.

En vertu de quelle disposition organique s'effectue cette étonnante reconstitution des névricules? On n'aperçoit au premier abord aucune raison pour que le tissu névromateux ne se maintienne pas indéfiniment sous sa forme primitive. Mais en y réfléchissant quelque peu, on en arrivera à trouver la raison déterminante du phénomène dans la combinaison d'une double influence : celle d'une loi primordiale et celle d'une condition organique d'ordre tout-à-fait local.

La loi générale dont je veux parler est celle qui préside à la restauration de tous les éléments organisés. Un tissu normal tend toujours à réparer ses pertes au moyen d'un tissu semblable à lui-même ou tout au moins d'un tissu équivalent. L'os fracturé guérira par la production d'un cal osseux. Une fibre musculaire dont la masse a été détruite par la dégénérescence cireuse se reconstituera par la formation d'une substance musculaire nouvelle. Seulement cette tendance ne réussira pas toujours à se traduire en fait : lorsque, par exemple, des circonstances défavorables générales ou locales viendront y mettre obstacle. Il arrivera alors que le travail de restitution avortera ou bien déviera dans un sens anormal.

C'est en conformité de cette loi — avec ses exceptions éventuelles — que la solution de continuité pratiquée sur le trajet d'un nerf se comble tout d'abord au moyen de tissu nerveux, mais non pas d'un nerf tout formé. La dégénération du bout central, l'obstacle qu'oppose au drageonnement direct des fibres l'exsudat inflammatoire et plus tard le tissu cicatriciel qui remplit l'interstice, le déplacement du moignon nerveux à chaque mouvement du membre, la souffrance imposée à l'animal, tout cela est en effet de nature à empêcher la substance nerveuse nouvelle de revêtir d'emblée une forme physiologique parfaite.

Mais plus bas, au moins dans les cas réguliers, les effets du du traumatisme s'épuisent; l'interstice musculaire redevient libre; les conditions locales qui entravaient la réorganisation du nerf se trouvent écartées. Plus rien dès lors ne s'oppose à ce que la grande loi de la régénération ressortisse ses effets, et le sciatique se reconstitue avec ses caractères physiologiques essentiels.

V. Sort du prolongement central.

Jusqu'ici le sort définitif du prolongement central n'a pas encore été suffisamment fixé, par la raison sans doute que l'on a négligé l'étude histologique de la régénération *tardive* des nerfs. J'ai donc cru devoir m'attacher spécialement à l'élucidation de ce point et voici, exposés sous une forme synthétique, les résultats qui m'ont été fournis par mes observations.

1° Dans les cas les moins avantageux, le fascicule qui fait suite au renflement s'épuise sans donner lieu à de véritables formations névriculoïdes; quelques fascicules seulement se groupent d'une façon plus étroite, mais sans parvenir à se constituer en individualités névriculaires distinctes. Ces groupes eux-mêmes ne tardent pas d'ailleurs à subir une disgrégation complète. Ceci s'observe particulièrement dans les cas où la rencontre avec le bout périphérique n'a pas eu lieu, lorsque celui-ci, par exemple, a été détruit dans une trop grande étendue.

2° Lorsque les circonstances sont un peu plus favorables, on peut assister à l'*organisation de névricules* à peu près parfaits; mais ces névricules de nouvelle formation finissent, tout comme tantôt, par se désagréger. Ils se résolvent en faisceaux longitudinaux qui s'appauvrissent de plus en plus par l'arrêt ou la dispersion de leurs fibres, et le prolongement central se réduit finalement à un tractus excessivement grêle que la dissection ne parvient plus à poursuivre.

Le fait s'observe encore plus spécialement dans les cas où le cordon nerveux émanant du névrome central ne prend point contact avec le bout périphérique.

Mais lorsque s'effectue la *collusion* avec le segment périphérique, une autre série d'éventualités peut se produire.

Déjà dans mon premier mémoire, j'avais constaté qu'indépendamment de quelques fibres isolées qui s'insinuaient dans les névricules anciens, des formations névriculoïdes nouvelles s'engagaient aussi dans le bout périphérique; seulement, elles se bornaient à côtoyer ses névricules sans jamais se confondre ni même sans jamais se mélanger intimement avec eux. Restait à savoir si cette disposition était constante. Or, les recherches ultérieures auxquelles je me suis livré me permettent de répondre négativement à cette question.

1° On peut observer d'abord, comme dans le cas de terminaison libre, un épuisement progressif des névricules nouveaux avant que la rencontre ne se soit effectuée. Cet épuisement a lieu suivant le mode physiologique. Dans les conditions normales, les nerfs des membres émettent d'abord, de distance en distance, des branches collatérales; puis ils finissent par se résoudre en leurs filaments terminaux. Les névricules régénérés ne se comportent pas autrement. Il est à remarquer seulement que les productions *collatérales*, au moins à l'origine, sont généralement très-nombreuses. Elles sont aussi très-précoces en ce sens qu'elles ont lieu avant le parachèvement du névricule. J'ai même vu dans certains cas, entre autres chez le chien II, côté gauche, un névricule collatéral émerger directement de la masse névromateuse.

Lorsque les névricules s'épuisent ainsi avant d'atteindre le bout périphérique, il ne reste plus, pour former le tractus nerveux au moment de la rencontre, que du *tissu aréolaire*. On voit alors celui-ci poursuivre sa marche centrifuge à travers le segment périphérique. Une partie de ses fibres côtoie les anciens névricules, parfois jusqu'au dessous de la bifurcation, de façon à dépasser notablement le jarret. Mais la majeure partie pénètre dans l'intérieur des névricules anciens pour en effectuer la *revivification.*

Comment s'opère cette sorte de rénovation des névricules périphériques?

Il semble qu'elle suive deux procédés différents. Tantôt l'intrusion se fait en masse, tantôt seulement dans l'un ou l'autre segment du champ névriculaire. Mais dans ce dernier cas, l'on constate que presque immédiatement au dessous du moignon périphérique, les segments primitivement épargnés s'entreprennent à leur tour. Il arrive aussi que les fibres anciennes et les fibres nouvelles se trouvent mélangées sans ordre.

Quant à la qualité des fibres immigrées, j'ai pu m'assurer que tout au début de l'infiltration, c'est-à-dire au niveau même du moignon périphérique, ce sont les fibres de petite dimension qui pénètrent à peu près seules dans le champ névriculaire. Mais il s'opère bientôt, sous le rapport du volume et de la maturation des fibres, une différentiation parfois très-nette entre les diverses circonscriptions de la masse névriculaire. Tandis que certains segments restent composés de fibres grêles, d'autres se chargent de fibres épaisses, fortement myélinisées et formant déjà des faisceaux parfaitement systématisés. (Chien X, pl. VI, fig. 7.)

Enfin, dans la plupart des cas, les fibres anciennes dégénérées disparaissent très rapidement; elle ne se maintiennent que dans ceux où l'immigration a été des plus restreintes.

Malgré les recherches les plus attentives, je ne suis jamais parvenu à observer la pénétration d'une ou de plusieurs fibres nouvelles dans les gaînes de *Schwann* du bout périphérique. Je n'ai donc pu, sous ce rapport, corroborer les constatations de *Ranvier* et les observations plus récentes de *Johnson* (1). J'ai déjà indiqué, dans mon premier mémoire, les arguments de raison qui tendaient à faire considérer cette substitution comme exceptionnelle : obstruction de la cavité de la gaîne dans les premiers stades de la dégénérescence, affaissement complet de ses parois à la période atrophique, et d'autre part, à côté de l'imperméabilité des gaînes, la béance des espaces lymphatiques endoneuriaux dont l'accès reste toujours ouvert aux fibres nouvelles. Ces objections toutefois ne peuvent prévaloir contre des faits bien observés. Il faut donc admettre ici que la cause du désaccord gît dans la différence des dates. *Ranvier* et *Johnson* ont examiné leurs animaux après un délai maximum de trois mois, tandis qu'il s'est écoulé généralement chez les miens entre l'opération et l'autopsie un laps de plus d'une année.

---

(1) *Loc. cit.*

2° Dans les cas les plus heureux, des névricules de nouvelle formation déjà complètement organisés atteignent le bout périphérique et s'y engagent. Ils cheminent dans la substance épineuriale et descendent jusqu'à une assez grande distance du moignon. Mais le fait n'est pas commun. Je l'ai rencontré chez le chien qui a fait le sujet de mon premier travail. Il s'est également produit chez le chien II, côté gauche, et chez le chien XI. Mais encore, chez le chien II, n'y avait-il qu'un seul névricule qui fût parvenu à s'introduire dans le bout périphérique pour l'abandonner d'ailleurs presque aussitôt. Chez le chien XI, les névricules nouveaux étaient assez nombreux et se prolongeaient assez loin dans le poplité interne. Ils présentaient cette particularité que nulle part ils ne se confondaient avec le système névriculaire ancien; ils formaient en effet deux groupes parfaitement distincts occupant respectivement les deux extrémités du diamètre transversal du cordon. Chose remarquable, dans ce cas, les anciens névricules ne renfermaient pour ainsi dire que des fibres dégénérées. C'est-à-dire qu'il s'était produit une revivification du *funicule* périphérique mais non de ses *névricules.*

Dans aucun cas d'ailleurs ces névricules nouveaux n'ont pu être poursuivis jusqu'à l'extrémité du membre.

VI. Bout périphérique.

Autant les faisceaux de provenance centrale ont à subir des fortunes diverses, autant est fatal le sort réservé aux fibres du segment périphérique. Celles-ci sont vouées à la dégénérescence et rien ne peut les en préserver. Lorsque peu de temps après la section — j'entends après un délai minimum de 5 jours (1) — on y rencontre des tubes vivants, ou bien ces derniers sont des fibres récurrentes ou bien des éléments originaires du bout central. En réalité, le centre, c'est-à-dire les cellules ganglionnaires auxquelles aboutissent les cylindraxes, constituent en réalité un foyer de nutrition indispensable à la nutrition de la fibre qui succombe inéluctablement du moment où elle vient à en être séparée.

Jusqu'ici, il est vrai, cette influence conservatrice du centre est restée absolument énigmatique. Passe encore pour le cylindraxe qui est une émanation directe de la cellule centrale; mais où le problème devient tout-à-fait insoluble, c'est quand il s'agit d'expliquer l'altération de la cellule conjontive interrannulaire qui enveloppe le cylindraxe et lui fournit la série de ses gaînes. Admettre qu'à son tour le cylindraxe est indispensable à la nutrition de ces éléments ne ferait reculer la difficulté : ce serait tomber d'une hypothèse dans une autre, d'autant plus que l'altération de la gaîne semble précéder celle du cylindraxe.

Quoi qu'il en soit de sa raison dernière, la dégénération des terminaisons nerveuses isolées du centre s'opère suivant une formule bien définie. Elle passe par une série régulière d'altérations qui aboutissent en dernier ressort, pourvu que le délai soit suffisamment long, à une obsolescence complète. Seule, la gaîne de Schwann, qui n'appartient pas en propre à la fibre, se maintient avec ses noyaux.

Ces différentes phases ont été indiquées déjà dans mon premier travail (1) : ce sont les états granuleux, noduleux et atrophique. Quant aux gros agglomérats granuleux dont j'ai noté également l'existence et que j'ai figurés dans le même mémoire (pl. XIX, 5 et 6), je ne les ai presque jamais observés chez mes derniers chiens. Par contre, j'ai rencontré beaucoup plus communément la dégénérescence atrophique. Ce qui tient vraisemblablement à la différence des délais écoulés entre la section nerveuse et l'autopsie. Dans le premier cas, le délai n'était que de quatre mois; ici, il a toujours dépassé un an.

---

(1) Voir mon premier mémoire.

J'avais déjà signalé cette particularité que les portions terminales du nerf étaient celles où se rencontrait de préférence le type *atrophique*. J'ai pu faire ici sur une plus large échelle la même observation. D'où il faudrait induire que la dégénération wallérienne, à l'encontre de ce que professent encore beaucoup d'auteurs, ou bien entreprend les parties périphériques avant les parties centrales, ou bien y subit une involution plus rapide. Les observations de *Gessler* (2) semblent plaider en faveur de la première éventualité. Dans la seconde hypothèse, la cause du dyschronisme en question devrait être cherchée surtout dans des influences d'ordre local : peut-être dans la gracilité des faisceaux et la minceur des gaînes, conditions qui paraissent de nature à faciliter la résorption des produits dégénérés.

J'ai pu noter enfin, dans ces fibres atrophiques, une luxuriation remarquable des éléments cellulaires, laquelle favorise aussi sans aucun doute la reprise des résidus myéliniques.

---

(1) Depuis lors, CAJO PEYRANI a exécuté sur les lésions de la dégénérescence après les sections nerveuses des recherches que j'ai déjà eu l'occasion de citer. PITRES et VAILLARD ont également étudié de très près les altérations des névrites non traumatiques et ont nettement distingué dans leur travail les différents types morphologiques de la dégénérescence.

(2) H. GESSLER. (*Untersuchungen über die letzten Endigungen der motorischen Nerven im quergestreiften Muskel und ihr Verhalten nach Durchschneidung der Nervenstämme.* Deutsches Archiv f. kl. Med. XXXIII, 42, 1883) a vu qu'après les sections nerveuses, c'était par l'arborisation terminale amyélinique des filets musculaires que débutait la dégénérescence et qu'ensuite seulement elle gagnait les fibres terminales et de là le tronc nerveux.

L'atrophie dont je viens de parler a pour effet de réduire les dimensions transversales des faisceaux nerveux et de leur donner en même temps un aspect grisâtre, translucide. Ils deviennent par là moins visibles et ne peuvent être poursuivis jusqu'à leur extrémité terminale qu'avec une extrême difficulté. Mais pas plus ici que pour le bout central, il ne serait légitime de conclure de l'aspect macroscopique aux qualités histologiques du nerf. La portion du segment périphérique la plus rapprochée du centre peut en effet, nonobstant l'altération granuleuse de sa myéline et la disparition de ses cylindres, se confondre assez facilement avec un segment de nerf normal. Et la distinction sera plus malaisée encore à établir entre un nerf atrophique d'une part et un nerf en voie de régénération de l'autre.

Pitres et *Vaillard* (1) ont déjà démontré, à propos de leurs névrites spontanées, la possibilité de cette confusion. Les nerfs malades n'offraient à l'œil nu aucune altération appréciable. Ils avaient gardé leur coloration normale et leur aspect chatoyant; ils n'étaient ni ramollis, ni œdémateux. Néanmoins leurs éléments présentaient tous les degrés de l'involution dégénérative, depuis la fragmentation simple de la myélini jusqu'à l'atrophie la plus complète.

C'est là une observation sur laquelle il m'a paru utile d'insister : elle nous donne le droit en effet de n'accueillir qu'avec une extrême réserve les résultats qui n'ont pas été soigneusement contrôlés par l'examen microscopique.

Quant au sort définitif du segment périphérique, je l'ai fait connaître déjà à propos des terminaisons du prolongement central. Tantôt il reste dégénéré totalement et sans espoir de retour : toutes les fois, par exemple, qu'il reste hors de portée

---

(1) PITRES et VAILLARD. *Contribution à l'étude des névrites périphériques non traumatiques.* (Arch. de neurologie, 1883, n^{os} 16 et 17.)

des fibres émanées du moignon central. Tantôt il subit une revivification partielle par la pénétration des fibres nouvelles dans les intervalles ou dans l'intérieur même de ses névricules. Tantôt enfin la substitution des fibres vivantes aux fibres mortes s'effectue d'une façon complète : le segment périphérique du nerf est alors morphologiquement reconstitué. Toutefois, il ne s'agit jamais dans ces derniers cas d'une véritable résurrection des fibres dégénérées. Il semble même qu'il ne se produise pas de substitution proprement dite. Les fibres nouvelles s'engagent simplement dans les interstices lymphatiques qui séparent les anciennes et ne font que cheminer à côté de ces dernières. Elles peuvent se prolonger ainsi, et elles le font toutes les fois qu'òn leur en donne le temps, jusqu'aux extrémités musculaires et cutanées du funicule nerveux.

CONCLUSIONS.

Si l'on prend comme type l'ensemble des phénomènes morphologiques qui caractérisent la reproduction du sciatique chez le chien et si l'on cherche à en tracer le schéma d'après les faits observés sur des nerfs soumis à la section depuis plus d'une année, on arrive d'abord à cette conclusion que des lois constantes président aux premières phases de l'évolution génératrice. Qu'il s'agisse d'une section simple ou d'une résection, que l'on ait employé ou non la suture, que celle-ci soit ou non tubulaire, le procès débute toujours de la même façon; il ne se diversifie que dans les stades ultérieurs.

Dans tous les cas en effet, on observe, vers l'extrémité du bout central, une prolifération de la zone marginale des névricules, une obsolescence des fibres axiales, un exode des fibres nouvelles aboutissant à la formation, autour de chaque névricule en particulier, d'un manchon conjonctivo-nerveux, puis enfin, consécutivement à l'infiltration nerveuse de la gaîne, une fusion plus ou moins complète du champ névriculaire avec la couche adjacente fortement neurotisée de la substance endoneuriale.

Examinés de près, ces phénomènes présentent les particularités suivantes :

La *multiplication* des cylindraxes commence relativement très-haut : de 2 1/2 à 1 1/2 centim. au dessus de l'extrémité libre du bout central. Elle a lieu par *fissiparité* et non par bourgeonnement latéral. La gaîne médullaire commune n'a pas encore disparu que déjà chacun des nouveaux cylindraxes s'est enveloppé d'une gaîne myélinique propre.

Quant à la *maturation* des fibres, elle progresse avec rapidité; mais au lieu de marcher, comme on pourrait s'y attendre, du centre vers la périphérie, elle s'étend au contraire de la périphérie vers le centre. Toutefois, le volume des fibres nouvelles reste très-longtemps inférieur à celui des tubes nerveux physiologiques.

De ces nouvelles fibres naissent ensuite des fibres secondaires, tertiaires, etc., et cela parfois jusqu'à l'extrémité du membre. Mais il n'existe point, loin de là, de corrélation constante entre l'activité prolifératrice du bourgeon central et l'importance définitive de la production nerveuse. Celle-ci est déterminée par des conditions d'un autre ordre, notamment par la qualité des milieux dans lesquels devra végéter le nouveau nerf.

Le travail proliférateur est plus actif et plus avancé dans la *zone marginale* que dans les régions intérieures du névricule; ce qui vraisemblablement résulte de l'épineurite et de la périneurite consécutives au trauma.

L'obsolescence des fibres du bout central, qui commence déjà à un centimètre de son extrémité libre, ne se distingue généralement que par des différences secondaires de la dégénération des fibres du bout périphérique. Toutefois il est des cas où la conservation du cylindraxe a pu être constatée, plus d'un an après l'opération, jusqu'à l'extrême terminaison des fibres centrales. Dans les cas de *ligature*, le cylindraxe a subi une altération dégénérative toute particulière consistant en une tuméfaction énorme mais irrégulière de sa substance propre qui perd en même temps une partie de sa réfringence.

L'*exode* commence naturellement par les couches internes de la gaîne névriculaire dont les lamelles s'écartent à l'avance par le fait de la prolifération et de la desquammation de leur revêtement endothélial. Une fois engagées dans l'épaisseur de la gaîne, les fibres nerveuses traversent toutes les stratifications internes sous un angle très-aigu; puis, arrivées dans les couches extérieures, elles prennent une direction plus oblique, gagnent de là le tissu endoneurial et se mettent à cheminer entre les faisceaux du tissu conjonctif. Ces derniers présentent, au surplus, une altération analogue à celle que subissent les lamelles du périnèvre.

La couche conjonctivo-nerveuse périneuriculaire est d'abord mince et discontinue; puis elle s'épaissit et forme autour du névricule un véritable *manchon*. Encore ici, il semble qu'il se produise dans le tissu endoneurial une sorte de travail préliminaire à l'arrivée des fibres. Dans tous les points qu'elles vont atteindre, il se forme à l'avance de petites protubérances conjonctives totalement dépouillées de graisse et appliquées par leur base contre la face externe de la gaîne.

La structure du manchon dont je viens de parler est d'abord tubulaire, en ce sens que les fascicules nerveux y adoptent une direction sensiblement parallèle à l'axe du névricule lui-même. Plus bas la disposition devient aréolaire, c'est-à-dire que les fascicules nerveux, toujours séparés les uns des autres par des travées fibreuses d'une certaine épaisseur, se croisent dans tous les sens de manière à former comme un plexus microscopique. L'ensemble tend cependant à gagner la périphérie, au moins dans les cas ordinaires de section. Mais si l'on a imprimé au bout central une direction récurrente, la formation nerveuse circumnévriculaire remonte au contraire vers le centre. Et lorsque le sciatique vient à prendre une position transversale, le manchon nerveux l'abandonne, pour conserver sa direction longitudinale, au moment où le cordon se fléchit. C'est-à-dire que les formations nerveuses secondaires peuvent affecter une direction tantôt centripète et tantôt centrifuge, mais toujours longitudinale.

En d'autres termes leur trajet est toujours celui de l'interstice musculaire où précisément la résistance se trouve être moindre que partout ailleurs.

Cette influence du milieu se manifeste d'une manière non moins évidente dans une autre circonstance que j'ai itérativement notée au cours de ce travail. Je veux parler de *l'engaînement nerveux des vaisseaux.* J'ai constaté en effet, à plusieurs reprises, que des tractus neuro-aréolaires se détachaient de la masse pour accompagner un vaisseau ou un groupe de vaisseaux autour duquel ils formaient un véritable étui ne différant du manchon périneuriculaire que par ses moindres dimensions. Il est même arrivé que cette gaîne nerveuse s'étendait au loin, plus loin même que les traînées périneuriculaires. Dans certains cas, les vaisseaux en question étaient complétement oblitérés, soit par un épaississement de la tunique musculaire, soit par une prolifération diffuse de leur endothélium; ils ne renfermaient plus une goutte de sang. C'était donc uniquement à cause de la laxité relative du tissu sous-jacent à la gaîne que les fibres nerveuses avaient choisi cette route.

On est donc en droit d'affirmer que les fibres nerveuses de nouvelle formation ne peuvent progresser qu'à la condition de ne jamais rencontrer une résistance sérieuse. Ceci est si vrai que dans les cas de ligature, on voit la masse nerveuse périneuriculaire s'arrêter net devant l'obstacle que lui oppose le fil métallique jeté autour du cordon nerveux.

Lorsque le point de section est atteint, au bout central succède le *névrome de régénération.*

Celui-ci se constitue à la fois aux dépens du manchon périneuriculaire et des fibres nerveuses provenant directement des névricules centraux. La réalité de cette double origine ressort à l'évidence de la structure de la portion basale du névrome, les fascicules issus du manchon gardant leur position excentrique et ceux de la seconde provenance occupant la région axiale du cone névromateux.

Plus bas, les deux ordres de fibres se confondent et la masse devient homogène. Elle prend alors une structure à peu près semblable à celle des névromes d'amputation et de certains névromes spontanés. Elle se compose en effet presque entièrement de fascicules très-grêles, étroitement enchevêtrés, formés eux-mêmes de fibres fines, flexueuses et nattées.

D'habitude, vers son extrémité inférieure, le feutrage névromateux tend à faire place de nouveau à une structure aréolaire analogue à celle de manchon.

Sauf de légères variantes, tous les nerfs sectionnés se comportent de la façon qui vient d'être indiquée. Mais à partir du moment où le névrome de régénération se trouve complètement organisé, le processus diverge.

Tantôt la masse névromateuse reste stérile : elle se prolonge alors purement et simplement jusqu'à une certaine distance sans plus changer de structure et sans donner naissance à aucune formation ultérieure. Seulement l'élément nerveux y devient de plus en plus rare et finit par disparaître.

D'autres fois, on voit se constituer aux dépens et dans l'intérieur même du névrome des faisceaux qui méritent déjà le nom de *névricules*. Cette organisation, qui s'effectue rarement d'emblée, résulte d'un groupement longitudinal et systématique des fascicules du névrome et d'une maturation graduelle des fibres. A l'entour des névricules en question se rencontre encore une certaine quantité de tissu aréolaire qui ne s'épuise que lentement. Les névricules nouveaux eux-mêmes ne tardent pas d'ailleurs à se perdre, soit par une sorte de dispersion latérale, soit par la disgrégation de leurs faisceaux.

Tout improductive qu'elle soit, cette formation névriculaire n'en offre pas moins un intérêt extrême, car elle met en pleine lumière la puissance réparatrice du tissu nerveux périphérique. Non seulement un nerf sectionné se montre apte à régénérer une multitude de fibres nerveuses, mais encore il parvient à tirer d'une formation aussi diffuse que celle du névrome toute une série de névricules physiologiquement organisés.

Dans des circonstances plus favorables, lorsque par exemple le bout périphérique vient offrir aux névricules nouveaux une voie tracée à l'avance, ceux-ci s'engagent dans le champ épineurial et se prolongent dans le segment périphérique jusque bien au-dessous de la bifurcation du sciatique. Ils côtoient alors les anciens névricules, mais en se groupant en un ou plusieurs systèmes particuliers distincts des formations primitives.

Lorsque les conditions sont encore plus avantageuses, il se produit en outre, lors de la rencontre avec le bout périphérique, une pénétration des fibres d'origine centrale dans l'intérieur même des névricules périphériques. Et cette fois les fibres nouvelles se prolongent presque invariablement jusqu'à l'extrémité du membre. C'est-à-dire que l'on obtient alors une *revivification* effective et complète des névricules dégénérés.

Il ne semble pas qu'il s'agisse dans ces cas d'une substitution proprement dite des éléments nouveaux aux éléments périphériques dégénérés. Ce serait en effet dans les interstices ménagés entre les anciens tubes et non dans les gaînes de ces tubes que la pénétration aurait lieu. Cette intrusion, au reste, ne s'opère pas toujours de la même façon. Tantôt elle se fait en masse ; tantôt elle n'intéresse primitivement qu'un ou plusieurs segments névriculaires. Mais par contre, on constate que les éléments nouveaux qui s'introduisent ainsi dans les névricules périphériques appartiennent pour la plupart à la catégorie des fibres grêles.

Chose remarquable, il ne faut qu'un très-petit nombre de fibres nouvelles pour effectuer la rénovation d'un bout périphérique tout entier. Chez les chiens dont le membre a été débité par *tranches*, j'ai pu m'assurer en effet qu'il ne restait plus dans l'interstice musculaire qu'un très mince *ruban* de tissu névromateux aux trois quarts sclérosé au moment du contact avec le bout périphérique. Et néanmoins ce maigre apport a suffi pour régénérer d'emblée toute une masse de névricules; il a pu même fournir par surcroît plusieurs petits manchons circumnévriculaires. Si, dans ces cas, la dissection du nerf eût été pratiquée comme d'habitude, on n'aurait point reconnu, à coup sûr, la continuité des deux segments et la revivification du bout périphérique eût constitué une énigme bien difficile à résoudre.

De tout ce qui précède ressort la démonstration *objective* de la *possibilité d'une régénération complète, par drageonnement central, des nerfs périphériques sectionnés.* Il en résulte aussi qu'elle resterait imparfaite, au moins pour les nerfs d'une certaine longueur, si les névricules du segment séparé du centre ne venaient, à un moment donné, remplir vis-à-vis des fibres émanées du bout central l'office de conducteurs.

Mais si une première régénération peut s'effectuer d'une manière aussi satisfaisante, il n'en est pas de même quand on exige d'un nerf régénéré une restauration nouvelle. Je n'ai pu réussir, en pareil cas, qu'à obtenir une reproduction limitée. A la vérité, les chiens que j'ai opérés ainsi pour la seconde fois ont été pris de suppuration et de marasme, et il n'est nullement impossible qu'en opérant après un plus long intervalle et dans de meilleures conditions, on ne réussisse à obtenir chez un seul et même animal toute une série de régénérations plus ou moins complètes.

EXPLICATION DES FIGURES.

La plupart des figures ont été dessinées à un grossissement modéré (Ocul. 3 obj. IV et VII *H*), puis réduites.

Pl. VI. Fig. 1. *Chien IV.* Coupe transversale du sciatique près de l'extrémité inférieure du bout central. Montre le volume relativement énorme que peut acquérir le manchon périneuriculaire.

1, 1'. Manchons.
2, 2', 2''. Névricules.
3. Graisse.

Pl. VI. Fig. 2. Coupe prise au niveau de la première entaille chez le *chien IX* où le sciatique a subi une double rescision.

1. Ancien névricule épargné par la section.
2. Manchon neuro-aréolaire qui l'entoure.
3. Une artère entourée d'un manchon nerveux.
4, 4'. Masse neuro-aréolaire libre.
5. Névriculoïdes en voie d'organisation.

Pl. VI. Fig. 3. *Chien VII. Bout périphérique.* Chaque névricule ancien revivifié est entouré d'un manchon nerveux provenant du névrome de régénération. La coupe ressemble beaucoup à celle d'un bout central près du point de section.

1, 1', 1''. Névricules.
2, 2', 2''. Manchons.

Pl. VI. Fig. 4. *Chien II*, côté gauche. Coupe longitudinale pratiquée dans l'axe du nerf et comprenant tout le segment intercalaire. Faible grossissement.

A. Bout central.
B. Névrome de régénération.
C. Zone d'organisation névriculaire.
D. Segment périphérique.

1. Petit névrome développé sur le trajet même d'un des névricules de bout central.
2. Névricules centraux.
3. Cinq petits névricules nouveaux à directions variées, développés aux dépens du névrome de régénération. L'un d'eux occupe l'intérieur d'une petite formation neuro-aréolaire distincte située à la surface du funicule.
4. Névricules du bout périphérique d'abord obliques, puis parallèles à l'axe du nerf.

Pl. VI. Fig. 5. *Chien VI.* Un névricule du bout central à un demi-centimètre de la section. On y distingue cinq régions concentriques :

1. Une masse axiale composée de fibres dégénérées avec interposition de quelques fines fibres nouvelles.
2. Une couche entourant la masse précédente, formée principalement de fibres nouvelles, non groupées, avec quelques fibres dégénérées.
3. Une couche marginale ne renfermant plus du tout de tubes dégénérés, mais en échange beaucoup de fibres en voie de multiplication formant déjà des fascicules analogues à ceux du tissu aréolaire.
4. Le restant de la gaîne périneuriale infiltrée de fascicules nerveux.
5. Un segment particulier presque exclusivement formé de fibres grêles et à peu près exempt de dégénération (*revivification segmentaire*).

Pl. VI. Fig. 6. Autre exemple de *restauration segmentaire,* inverse du précédent.

1. Segment qui n'a encore subi qu'un commencement de revivification, alors que la rénovation est achevée partout ailleurs.

Pl. VI. Fig. 7. *Chien X. Bout périphérique.* Revivification inégale d'un névricule.

1. Zone formée de fibres mûres et déjà systématiquement groupées.
2. Zone composée de fibres grêles, à peine myélinisées et uniformément disséminées.

3. Restant d'une traînée périneuriculaire provenant du névrome.

Pl. VI. Fig. 8. *Chien IV.* Une artère entourée d'un manchon neuro-aréolaire.

1. Artère.
2. Cercle aréolaire.
3. Cellules graisseuses.

Recherches sur la morphologie des Tuniciers,

PAR

EDOUARD VAN BENEDEN,
Professeur à l'Université de Liége,

ET

CHARLES JULIN,
Chargé du cours à la même Université.

INTRODUCTION.

Le mode de développement de la cavité du corps est devenu, dans ces dernières années, l'une des questions fondamentales de la morphologie animale. C'est au point que l'on a essayé de baser, sur des caractères se rattachant à sa génèse, la classification des Métazoaires.

Pendant longtemps les Vertébrés seuls ont été étudiés au point de vue de l'organogénèse. On savait depuis Pander (1) et von Baër (2) que, chez les oiseaux, la cavité pleuro-péritonéale apparaît, dans le feuillet moyen, sous la forme d'une fente. Les résultats acquis, à une époque plus récente, relativement aux rapports de cette cavité avec les vaisseaux lymphatiques, chez plusieurs Vertébrés, l'existence de larges communications entre la cavité du corps et les vaisseaux sanguins, chez les Arthropodes, les Mollusques et les Vers, ont fait admettre que le cœlome se rattache directement au système vasculaire, et qu'il n'est, dans la plupart des cas, qu'un large espace lymphatique ou sanguin, primitivement destiné à recevoir les produits de la digestion intestinale transudés à travers les parois du tube alimentaire. Les recherches embryologiques dont les invertébrés d'abord ont été l'objet, dans ces dernières années, ont amené une transformation complète des idées sur ce point.

En 1864, Alexandre Agassiz (3) découvre que, chez les larves des Echinodermes, il nait deux diverticules latéraux aux dépens du tube digestif à peine ébauché. Ces culs de sac, d'abord en communication avec la cavité digestive, s'en séparent ensuite, constituent alors deux vésicules closes, interposées entre le tube alimentaire et la paroi du corps, et donnent naissance d'une part à la cavité périviscérale, d'autre part à tout le système aquifère. Une disposition anatomique permanente chez beaucoup de Cœlentérés se montre donc transitoirement dans le cours de l'évolution des Echinodermes. Ainsi se trouve confirmée l'idée formulée dès 1848 par Leuckart (4), d'après laquelle l'appareil gastrovasculaire des Cœlentérés représenterait à la fois l'appareil digestif et la cavité du corps d'autres animaux. Metschnikow (5) fut le premier à mettre cette conclusion en lumière. En 1869, Metschnikow (6) confirme la découverte d'Agassiz en ce qui concerne l'origine de la cavité du corps des Echinodermes; de plus il constate, chez la larve *Tornaria (Balanoglossus)*, un second exemple d'une communication primitive entre la cavité digestive et la cavité du corps. Peu après Kowalewsky (7) décrit chez *Sagitta* un processus génétique très semblable, et, dès 1874 (8), il montre que chez les Brachiopodes, comme chez les Chœtognathes, l'archenteron se subdivise, dans le cours du développement, en trois portions : la médiane devient le tube digestif de l'adulte; les deux latérales représentent le mésoderme; et leur cavité, primitivement ouverte dans la cavité digestive, devient la cavité du corps du futur animal. Bütschli (9) confirma, en ce qui concerne le Sagitta, les données fournies par Kowalewsky.

Dans un écrit de quelques pages, sobre de mots mais riche d'idées “ *Classification of the animal Kingdom* „ , Huxley (10) cherche à établir que, si l'on s'en rapporte à leur génèse, l'on ne peut confondre sous une dénomination commune les espaces désignés sous le nom de " cavités du corps „. Morphologiquement il y a lieu de distinguer trois catégories de formations cavitaires. Huxley propose de désigner sous le nom d'*enterocèle* les cavités qui procèdent, comme chez les Echinodermes, les Enteropneustes et les Chœtognathes, de diverticules latéraux de l'archenteron. Dans l'opinion de Huxley, ces cavités sont homologues aux portions collatérales de l'appareil gastrovasculaire des Cœlentérés, peut-être aussi aux ramifications dendritiques de l'appareil digestif des Planaires et de quelques Trématodes. Quand la cavité du corps résulte de l'extension progressive de fentes apparues dans une ébauche mésoblastique interposée entre l'ectoderme et l'endoderme Huxley la désigne sous le nom de *schizocèle.* (Annélides, Mollusques, Arthropodes.) Un *épicèle* se forme par introflexion de l'épiblaste. Cette dénomination est appliquée aux cavités péribranchiales des Tuniciers.

A quelle catégorie de formations cavitaires répond l'espace pleuropéritonéal des Vertébrés? Huxley ne résoud pas cette question. Nous verrons plus loin quelle solution Balfour proposa, peu de temps après que Huxley l'eut soulevée.

Dans le même volume du " *Quarterly Journal* „ qui contient la note de Huxley, Ray Lankester (11) se demande s'il existe vraiment une différence essentielle entre un entérocèle et un schizocèle. Il est parfaitement possible, dit-il, que, par oblitération cœnogénétique de la cavité des diverticules gastrovasculaires, ces derniers apparaissent sous la forme d'excroissances solides et pleines, aux dépens desquelles se constituera le mésoblaste. Dans ce cas, le cœlome apparaitra secondairement dans les ébauches mésodermiques; il méritera le nom de schizocèle; mais n'en sera pas moins homologue à un entérocèle proprement dit. Il y aurait simplement altération secondaire du processus évolutif primitif. Lankester fait observer, d'autre part, que la découverte faite par F. E. Schulze (12) de véritables espaces schizocéliens chez *Sarsia tubulosa*, parle plutôt en faveur de la distinction originelle entre les deux genres de cavités.

Dans ses “ *Early stages in the development of Vertebrates* „ (13) et plus tard dans sa monographie des Sélaciens (14), Balfour montre que, chez les Elasmobranches, le mésoblaste consiste au début en deux bandes cellulaires l'une droite, l'autre gauche, interposées entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Ces ébauches, qui s'accroissent d'arrière en avant, naissent de l'endoderme et procèdent des lèvres du blastopore. Dans chacune des deux ébauches apparait une fente cœlomique et celle-ci s'étend jusques dans la plaque vertébrale, jusques dans les protovertèbres, dont les parois engendrent la musculature. Il est parfaitement possible, dit Balfour, que ces ébauches mésoblastiques des Sélaciens, qui siègent l'une à droite, l'autre à gauche du plan médian, qui se forment par le même processus que le mésoblaste de beaucoup de vers, soient équivalentes à des diverticules cœlomiques primitifs. S'il en était ainsi, la cavité du corps, primitivement double et secondairement unique, des Sélaciens et, par conséquent, des Vertébrés en général, tout en se formant à la façon d'un schizocèle, serait homologue à un entérocèle.

Balfour fait observer que certains faits constatés chez les Echinodermes militent en faveur de cette opinion. Si, en effet, chez des Asterides et des Echinides, comme Agassiz et Metschnikow l'ont démontré, la cavité du corps et les canaux ambulacraires naissent de diverticules creux de l'archenteron, chez d'autres (Ophiura, Synapta), les espaces aquifères et la cavité du corps apparaissent secondairement dans des ébauches mésoblastiques pleines, nées des parois du tube alimentaire sous la forme de bourgeons.

L'exactitude de cette manière de voir devait recevoir bientôt une pleine et entière confirmation par les mémorables découvertes de Kowalewsky (15) sur le développement de l'Amphioxus. L'éminent embryologiste russe montra, en effet, que les protovertèbres de l'Amphioxus sont, au début, de simples diverticules de l'archenteron; que ces diverticules s'isolent ensuite pour devenir des vésicules closes, interposées entre l'hypoblaste et l'épiblaste, aux côtés de la corde dorsale et du tube médullaire. C'est aux dépens des parois épithéliales de ces saccules disposés en deux séries l'une droite, l'autre gauche, que se développent les muscles et les tissus conjonctifs de l'Amphioxus; les cavités de ces saccules persistent dans la cavité du corps de l'Amphioxus. Il est donc évident que cette cavité est un enterocèle chez l'Amphioxus et il devient éminemment probable, dès lors, que telle est aussi la valeur anatomique des espaces pleuropéritonéaux des Vertébrés proprement dits. Tout récemment Hatschek (16) a repris l'étude du développement de l'Amphioxus; il a confirmé avec éclat les résultats des travaux de Kowalewsky, en ce qui concerne l'origine du mésoblaste et de la cavité du corps des céphalochordes.

Dans ses leçons sur les Invertébrés (17), Huxley revient à diverses reprises sur la question du cœlome. Il reconnait la difficulté de distinguer dans tel ou tel cas si l'on a affaire à un enterocèle ou à un schizocèle, et réserve son opinion sur le point de savoir s'il existe ou non une différence essentielle et primordiale entre les deux genres de cavités.

Ray Lankester, qui le premier avait émis, mais avec une sage réserve, l'hypothèse de l'identité essentielle du schizocèle et de l'enterocèle, se départit complètement de cette attitude, dans ses " *Notes on the embryology of the animal Kingdom, comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ-layers.* „ (18) Pour lui, le mésoderme a partout et toujours la même valeur anatomique et la même origine : non seulement toutes les cavités du corps, mais les canaux sanguins et les lacunes lymphatiques quelle que soit leur génèse, sont essentiellement des espaces enterocéliens. Non seulement les épithéliums délimitant ces cavités, qu'elles se présentent sous la forme de larges espaces cavitaires, de canaux vasculaires ou de lacunes lymphatiques, mais aussi les globules du sang et de la lymphe, tout cela dérive des parois de diverticules gastrovasculaires et les cavités de tous ces espaces sanguins et lymphatiques ne sont qu'un enterocèle dont le développement a été modifié par cœno-

genèse : “ According to the hypothesis just set forth, we must look, then, in *all* animals with a cœlom, that is to say, in all the higher animals, for parenteric growths, lateral masses of cells of the endoderm, the progeny of which can be traced in further development to the *epithelium* (the lining cell membrane), *of all and any sanguiferous or lymphatic cavities or canals and to the corpuscles floating in such cavities.* „

Balfour est revenu lui aussi sur cette question dans deux travaux successifs.(19) Sans aller aussi loin que Lankester, il incline cependant à accepter les idées de ce dernier quant à l'unité originelle de la cavité du corps des animaux. Il est à remarquer toutefois qu'il laisse prudemment de côté la question de savoir jusqu'à quel point les vaisseaux sanguins et lymphatiques peuvent être confondus, comme le fait Lankester, avec les cavités cœlomiques. Dans tous les cas où le mésoblaste apparait sous la forme de deux ébauches procédant des lèvres du blastopore, Balfour considère comme probable que ces formations sont homologues à des diverticules de l'archenteron. Tel serait le cas chez les Vertébrés, les Mollusques, les Bryozoaires, les Chœtopodes, les Géphyriens, etc. Il va même jusqu'à exprimer l'opinion que, partout où il existe une cavité du corps, celle-ci est virtuellement une dépendance de la cavité digestive. Mais il se demande si les animaux dépourvus d'une telle cavité tels que les platyhelmes, dérivent de formes primitivement pourvues d'un enterocèle, qui se serait secondairement oblitéré. Il doute qu'il en soit ainsi : peut-être, dit-il, les Triploblastiques comprennent-ils deux grandes divisions primordiales : l'une, celle des Vers parenchymateux, chez lesquels il n'existe pas de cavité du corps, l'autre, comprenant tous les autres Métazoaires bilatéraux, chez lesquels deux diverticules cœlomiques se sont séparés de l'archenteron pour donner naissance à un cœlome.

Quand, en 1881, parut le mémoire des frères Hertwig (20), sur la théorie du cœlome, l'origine et la signification des cavités périviscérales, leurs rapports avec le mésoblaste, leur importance au point de vue de la classification du règne animal, avaient donc été discutés par différents auteurs. Les recherches des frères Hertwig sur l'organisation et le développement des Méduses, des Actinies, des Cténophores et des Chœtognathes les conduisirent à aborder à leur tour l'examen de ces problèmes et à formuler dans un mémoire, désormais célèbre, une conception nouvelle de l'histoire évolutive des Métazoaires.

L'étude des Cœlentérés les amène à établir une distinction fondamentale entre deux catégories de tissus : les épithéliums et le mésenchyme. Tandis que, chez les Hydroméduzaires et les Anthozoaires, tous les tissus musculaires et nerveux procèdent directement des épithéliums, que le mésenchyme ne se différencie guère et devient tout au plus une formation conjonctive, tantôt dépourvue, tantôt pourvue d'éléments cellulaires; chez les Cténophores, le mésenchyme intervient pour une large part dans la genèse des systèmes musculaires et nerveux. La structure des tissus, particulièrement celle des éléments musculaires, la forme, la texture, voire même le groupement des éléments anatomiques sont tout différents, suivant qu'ils procèdent directement d'un épithélium ou d'un mésenchyme. L'on peut par conséquent conclure de la structure à la genèse et vice-versa. Il existe donc, chez les Cœlentérés, deux modes bien distincts dans la manière dont l'organisme évolue aux dépens de la larve didermique (Gastrula ou Planula) : le type épithélial, pour nous servir des expressions des frères Hertwig, diffère totalement, à bien des points de vue, du type mésenchymateux.

Trouve-t-on, chez les autres Métazoaires, des différences de même ordre? Les auteurs résolvent affirmativement cette question : les Chœtognathes et les Mollusques nous montrent au plus haut point cette même opposition entre les deux processus évolutifs : chez les premiers, tous les tissus sont d'origine épithéliale; chez les Mollusques, les épithéliums primitifs, après avoir produit un mésenchyme, n'interviennent plus dans l'édification de l'adulte que pour produire, d'une part, l'épiderme et ses dépendances immédiates, quelques glandes et certaines parties du système nerveux, d'autre part l'épithélium digestif et ses glandes. Toute la musculature, une partie du système nerveux, les produits sexuels et peut être même les organes urinaires dérivent, comme les tissus conjonctifs, les éléments sanguins et les revêtements des cavités internes, d'un mésenchyme primitif. Les auteurs montrent comment des différences essentielles dans l'organisation, la structure des tissus, et jusqu'au facies et au mode de locomotion de l'adulte, sont en accord avec le mode de développement de la cavité du corps. Chez les Chœtognathes, il se forme un entérocèle; chez les Mollusques, un schizocèle. Chez les Chœtognathes, la cavité du corps, primitivement en communication avec l'intestin, est délimitée de toutes parts par un véritable épithélium; on peut y distinguer un feuillet splanchnique et un feuillet somatique, et le mode de genèse de ces feuillets entraîne, comme conséquence, la formation de deux mésentères, l'un dorsal, l'autre ventral, qui fixent l'intestin à la paroi du corps. C'est aux dépens de quatre couches épithéliales que s'édifie l'organisme d'un Chœtognathe : les muscles et les nerfs moteurs naissent du feuillet somatique du mésoblaste; les produits sexuels se forment aux dépens de ces mêmes couches épithéliales; à leur maturité, ils tombent dans l'entérocèle pour être éliminés ensuite. La couche musculaire est, en définitive, un épithélium partiellement transformé en fibrilles longitudinales; celles-ci, groupées en lames musculaires, sont toutes parallèles les unes aux autres et naissent toutes d'un seul et même côté de l'épithélium.

Tout autre est le développement d'un Mollusque; et les différences dans l'histoire ontogénique entraînent une toute autre organisation, un tout autre facies, voire même un tout autre mode de locomotion chez l'adulte. Chez les Mollusques un mésenchyme s'interpose entre l'épiblaste et l'hypoblaste de la Gastrula. Il occupe un large espace qui résulte de l'écartement des deux feuillets primordiaux de la larve; cet espace, auquel Claus a appliqué le nom de *cavité primaire du* *corps* (21), que Huxley a appelé un blastocèle, est aussitôt envahi par le mésenchyme.

Les auteurs ne résolvent pas la question de savoir si le schizocèle de l'adulte est un reste du blastocèle primitif, ou s'il est un système de lacunes et de cavités creusées secondairement dans le mésenchyme; quoi qu'il en soit, la cavité du corps du Mollusque n'a rien de commun avec un entérocèle; jamais elle ne communique avec le tube digestif; elle est un système compliqué de lacunes creusées dans le mésenchyme, et tout au plus délimitées par un endothélium, jamais par un véritable épithélium; ces lacunes constituent une seule et même formation avec les espaces sanguins, qui communiquent toujours, dès le début, avec les espaces plus considérables auxquels on réserve le nom de cavités du corps. Jamais il n'existe de vrais mésentères. Les fibres musculaires sont des cellules différentiées du mésenchyme : ce sont des fibres-cellules, fusiformes ou ramifiées, s'entrecroisant dans toutes les directions; tout au plus forment-elles des faisceaux ou des couches chez les mollusques les plus élevés; mais ces faisceaux et ces couches elles-mêmes s'enchevètrent et constituent des tissus inextricables. La substance musculaire n'est jamais décomposable en fibrilles. Une partie du système nerveux se développe aux dépens du mésenchyme. L'appareil sexuel procède du même tissu fondamental; et les produits sexuels, au lieu de tomber dans la cavité du corps, sont éconduits par un système de canaux dépourvus de toute communication avec le schizocèle.

Après avoir analysé toutes les différences qui se manifestent entre les Chœtognathes et les Mollusques, entre ces deux groupes de Métazoaires bilatéraux, dont l'un se rapproche du type épithélial réalisé chez les Hydromédusaires et les Actiniaires, l'autre du type mésenchymateux des Cténophores, les frères Hertwig signalent les Echinodermes pour montrer que, chez certains Métazoaires, les processus évolutifs si différents rencontrés chez les Chœtognathes d'une part, les Mollusques de l'autre, peuvent se montrer réunis. Chez les Echinodermes on trouve à la fois un mésenchyme très développé et des diverticules cœlomiques; ce dernier caractère est considéré comme rapprochant davantage les Echinodermes des Chœtognathes : rien de comparable à un cœlome ne se présente chez les Mollusques.

Des faits que nous venons de résumer et qui sont magistralement développés dans leur mémoire, les frères Hertwig tirent trois conclusions :

1/ Sous le nom de mésoderme on a confondu des formations fort diverses : le mésoderme peut consister exclusivement en un mésenchyme primitif, une substance fondamentale parfois dépourvue, le plus souvent pourvue de cellules disséminées; ce mésenchyme peut atteindre, par différentiation histologique, un haut degré de complication (Cténophores, Mollusques). Dans un second cas, le mésoderme se constitue de deux feuillets épithéliaux délimitant un enterocèle (Chœtognathes); les auteurs veulent réserver à un semblable mésoderme le nom de *mésoblaste*. Enfin un mésenchyme peut coexister avec un véritable mésoblaste dérivé de l'archenteron (Echinodermes).

2/ D'après leur génèse, les tissus peuvent être rangés en deux catégories, suivant qu'ils procèdent d'un mésenchyme ou qu'ils dérivent directement de couches épithéliales. Chaque feuillet est susceptible des différentiations les plus diverses.

3/ Les différences dans les premiers phénomènes du développement et plus particulièrement dans le mode de formation du feuillet moyen se font sentir dans la constitution définitive de l'organisme et jusques dans la structure de leurs tissus.

Un schizocèle a une origine toute différente de celle d'un enterocèle. Ces cavités peuvent se distinguer l'une de l'autre même par les caractères qu'elles affectent chez les animaux adultes.

Mettant largement à contribution les connaissances acquises relativement à l'organisation et au développement des animaux, recourant à l'ensemble des faits acquis en matière d'anatomie animale, d'histologie et d'embryologie, les auteurs passent successivement en revue les principaux types d'organisation, et ils en arrivent à diviser en deux grands groupes les Métazoaires à symétrie bilatérale. Ils rapprochent des Mollusques, les Bryozoaires, les Rotateurs et les Plathelminthes et proposent de les réunir sous la dénomination commune de *Pseudocœliens*.

Quant aux Brachiopodes, aux Entéropneustes, aux Annélides, aux Nématodes, aux Vertébrés et aux Arthropodes, ils sont considérés comme plus semblables aux Chœtognathes et réunis avec ces derniers et les Echinodermes sous le nom de *Entérocœliens*.

On peut reprocher aux frères Hertwig d'avoir négligé de tenir compte de bon nombre de faits difficiles à concilier avec leur système. Balfour et plusieurs autres auteurs ont élevé contre la théorie du cœlome des objections graves. Nous sommes de ceux qui pensent que l'application de cette théorie à la classification du règne-animal ne résistera pas à la critique. Mais quelle que soit l'opinion que l'on peut se faire sur la valeur des conséquences que les Hertwig ont tirées de leurs prémisses, quoi que l'on puisse penser de la légitimité des rapprochements qu'ils ont établis, l'on sera à peu près unanime à reconnaitre que la publication de la théorie du Cœlome a été un immense service rendu à la morphologie; le mépris que Dorhn (23) paraît professer pour ce genre de travaux ne sera pas partagé par beaucoup de morphologistes. Ce livre a jeté une vive lumière sur une foule de questions obscures; il a soulevé quantité de problèmes nouveaux; il a donné à bon nombre d'entre eux des solutions satisfaisantes et, à notre avis, définitives.

Parmi les lacunes que présente l'ouvrage, on peut signaler le défaut de renseignements précis sur la place qu'il convient d'attribuer, dans le système, au groupe des Tuniciers. Aucun chapitre spécial ne leur est consacré, les faits connus relatifs à leur organisation et à leur développement ne sont pas discutés, et c'est avec une extrême réserve, et sans en indiquer les raisons, que les auteurs rangent les Urochordes parmi les vers Entérocéliens. Nous lisons à la page 109 : “ Zu den letzteren (den Enterocœlier) rechnen wir die übrigen Würmer, nämlich die Nematoden, Chœtognathen, Brachiopoden, Anneliden (inclusive der rückgebildeten Formen der Gephyreen), die Enteropneusten und *wahrscheinlich auch die Tunicaten*, ausserdem noch die Stämme der Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten. „

Ce peu d'attention accordé aux Tuniciers peut paraître singulier au premier abord; la forme dubitative sous laquelle les frères Hertwig se prononcent sur la place qu'il convient d'attribuer à ces animaux, ne laisse pas que de causer quelqu'étonnement, quand on songe au nombre et à la valeur des travaux qui ont eu pour objet l'étude de l'organisation et du développement des Tuniciers. Mais on peut se rendre compte des difficultés qui se sont présentées à l'esprit des auteurs, quand ils se sont demandé ce qu'ils devaient faire des Tuniciers. L'histoire de ces animaux offre encore, particulièrement sur les points qui importaient le plus à l'application de la théorie, des lacunes considérables. Les faits connus relatifs à leur organisation cadrent mal avec la solution qui consiste à ranger les Tuniciers parmi les Entérocéliens. Ne présentent-ils pas un mésenchyme typique remarquablement développé? Où trouver chez eux une cavité comparable à un Entérocèle? La musculature de l'adulte, tant par la structure que par le groupement des éléments dont elle se constitue, n'est-elle pas bien mieux comparable à celle d'un Mollusque qu'à celle d'un Entérocélien? Rien ici de comparable à des organes segmentaires; les organes génitaux semblent se former aux dépens de cellules du mésenchyme (Kowalewsky, Pérophore)(22); les œufs et les spermatozoïdes sont éconduits, comme chez les Mollusques, par des canaux qui ont toute l'apparence de conduits glandulaires. Les espaces sanguins, énormément développés, sont bien probablement, comme chez les Pseudocéliens, des restes d'un blastocèle primitif. Si Kowalewsky, suivi par quelques auteurs plus récents, a cru voir dans la cavité péribranchiale des bourgeons, un véritable entérocèle, les faits bien autrement importants pour la phylogénie, révélés par l'étude du développement de la larve, démontrent clairement qu'il s'agit ici d'un épicèle, dans le sens que Huxley a accordé à ce mot. Tous ces faits devaient tendre à rapprocher les Tuniciers des Pseudocéliens.

D'un autre côté, si comme il semble résulter si clairement des travaux de Kowalewsky (24) et de Kupffer (25) les Tuniciers sont apparentés aux Vertébrés, comment pourraient-ils être des Pseudocéliens? Si les Vertébrés sont des Entérocéliens, les Tuniciers, à supposer qu'ils aient avec les Vertébrés les affinités que l'on suppose, doivent être dans le même cas. Et de fait, si toute l'organisation de l'adulte plaide contre cette conclusion, il est certain que les muscles de la queue de la larve et ceux des appendiculaires rappellent singulièrement par leur génèse, leur structure et leur texture le type des muscles épithélioïdes.

Suivant donc que l'on considère l'organisation ou le développement, pour autant qu'il soit connu, l'on se décidera dans un sens ou dans l'autre, alors que, d'après la théorie, l'on devrait pouvoir conclure de la structure à l'évolution et vice-versa. Cette même difficulté se présente pour d'autres groupes, voire même pour celui dont les Hertwig ont fait le type de leurs Pseudocéliens. La trochosphère des Mollusques diffère bien peu de celle des Annélides, et ce fait restera l'une des objections les plus graves de toutes celles que soulève la théorie. Mais encore faut-il reconnaître que l'opinion de Lankester et de Balfour, qui voient dans les ébauches mésoblastiques des Mollusques, les équivalents de deux diverticules cœlomiques n'est qu'une pure hypothèse. A aucun stade du développement, et chez aucun Mollusque, pas même chez la Paludine, le caractère épithélial ne se manifeste d'une manière évidente dans les ébauches du feuillet moyen. Nous verrons qu'il n'en est pas de même chez les Tuniciers : le caractère épithélial des ébauches musculaires de la larve, telles que Kowalewsky les avait fait connaître, ne peut être contesté. Aussi les Hertwig inclinent-ils à faire des Tuniciers des entérocéliens, oubliant que l'organisation de l'adulte paraît bien difficilement conciliable avec cette manière de voir, et que, par conséquent, l'étude des Tuniciers démontre le peu de créance qu'il faut accorder au principe d'après lequel on pourrait du développement conclure l'organisation et vice-versa.

L'un de nous (Edouard Van Beneden) avait cherché, en 1880, pendant un séjour à Leerwig (Norwège), à élucider plus complètement la question du mésoderme des Ascidiens. La *Corella parallelogramma* est extraordinairement commune dans cette localité; elle est à maturité sexuelle en août et septembre, et ses œufs se prêtent merveilleusement à l'étude du développement. Ayant découvert le fait important que le plan de symétrie de la larve se dessine dès le début de la segmentation, et entrevoyant une série de conséquences à tirer de ce fait quant aux rapports entre la structure de l'œuf et l'organisation de l'adulte, il se consacra tout d'abord à l'étude des stades successifs de la segmentation. Un beau jour, le matériel vint à faire défaut; les Corelles continuaient à pondre, mais les œufs ne se développaient plus normalement : les segmentations se faisaient irrégulières et il devint impossible d'obtenir de nouvelles éclosions. Peut-être cette contrariété était-elle due à ce que les Corelles avaient cessé de produire des spermatozoïdes. L'on sait que, chez beaucoup d'Ascidiens, l'appareil mâle entre en fonction et produit déjà abondamment des spermatozoïdes, alors que l'ovaire est encore à l'état rudimentaire. Peut-être les testicules cessent-il de produire alors que les ovaires restent encore en activité. Quoi qu'il en soit de cette hypothèse, il lui fallut quitter Leerwig sans avoir pu élucider la question de l'origine du mésoblaste.

Le livre des frères Hertwig parut dans le cours de l'hiver suivant. Le peu d'attention que ces auteurs avaient accordée aux Tuniciers s'expliquait : on ne possédait que des renseignements fort insuffisants sur la genèse du mésoderme, la structure et le développement du péricarde et du cœur, des organes sexuels, des reins, des muscles, etc. Il était évident que l'étude de l'organisation et du développement des Ascidiens conduirait à des conclusions importantes pour apprécier la valeur de la théorie du cœlome. Edouard Van Beneden se rendit à Naples, en avril 1881, pour y poursuivre ses recherches sur les Ascidiens. Il s'y occupa presqu'exclusivement de l'étude du développement des Ascidies simples et sociales et recueillit un riche matériel qu'il se proposait d'utiliser en vue de la publication d'une monographie des Ascidies simples et sociales dont Dohrn lui demanda de se charger, pour la Faune et Flore de Naples. Il formula comme suit les conclusions de ses recherches : (26).

" En vue de trancher la question de savoir s'il existe chez les Tuniciers une cavité du corps proprement dite (Enterocèle), j'ai recherché le mode de formation du mésoderme chez la larve et le développement du péricarde d'une part, des organes sexuels de l'autre, dans la larve et dans le bourgeon. Les espèces qui se prêtent le mieux, pour élucider ces questions, sont *Phallusia mentula, Ph. mammillata, Ciona intestinalis, Perophora Listeri* et *Clavelina Rissoana.*

„ 1/ Le mésoderme de la larve se constitue de deux plaques latérales, l'une droite, l'autre gauche. Ces plaques se forment exclusivement dans la partie postérieure de l'embryon, aux dépens de l'endoderme primitif. — Chaque plaque mésodermique se constitue de deux parties. La partie postérieure, formée par une seule rangée de cellules, donne naissance aux cellules musculaires de la queue. La partie antérieure est constituée, chez *Perophora* et chez *Clavelina*, de deux rangées de cellules délimitant une fente qui s'ouvre dans le tube digestif; la voûte de ce dernier est formée par les cellules de la corde dorsale. — Cette partie du mésoderme apparaît donc comme un diverticule latéral du tube digestif primitif. Par le mode de développement de leur mésoderme, les Ascidies sont de vrais enterocéliens.

„ 2/ Plus tard les cellules qui constituent la partie antérieure des plaques mésodermiques perdent leur caractère épithélial. Elles s'arrondissent, se séparent les unes des autres et se disséminent isolément entre l'épiblaste d'une part, le système nerveux central et l'hypoblaste de la cavité digestive de l'autre. Elles ont alors les caractères des globules du sang de l'adulte. Les cellules qui forment le plancher du canal neurentérique subissent la même transformation. — Ces cellules répandues dans une cavité formée par l'écartement de l'épiblaste et de l'hypoblaste (blastocèle de Huxley) donnent naissance *a*/ aux éléments cellulaires du sang, *b*/ au tissu conjonctif, *c*/ aux muscles du tronc de l'Ascidie, *d*/ au péricarde, *e*/ aux organes sexuels.

„ Dans l'évolution du bourgeon de *Perophora*, les mêmes parties se développent aux dépens des globules du sang qui circulent entre la vésicule externe (épiblastique) et la vésicule interne (hypoblastique).

„ 3/ Chez *Perophora* adulte, la paroi du cœur est formée par une seule couche de cellules. Ces cellules d'apparence épithéliale ont la couche profonde de leur protoplasme transformée en fibrilles musculaires. Il n'existe pas d'endothélium endocardique, pas plus qu'il n'existe de paroi endothéliale aux vaisseaux. La paroi du cœur n'est que le feuillet viscéral du péricarde. Elle se continue aux extrémités du sac péricardique et suivant la ligne d'insertion du cœur avec la couche des cellules épithéliales qui constituent le feuillet pariétal du péricarde. — Tout le péricarde (feuillet pariétal et feuillet viscéral constituant le tube cardiaque) se développe aux dépens d'un amas plein de cellules mésodermiques. Ces cellules se disposent régulièrement en deux couches entre lesquelles apparaît une fente; celle-ci devient bientôt une cavité (cavité péricardique). Le feuillet interne s'incurve de façon à circonscrire une lacune qui se remplit de cellules libres (globules sanguins) et devient la paroi du cœur.

4/ Les organes sexuels, testicules et ovaires, de même que leurs canaux excréteurs, se développent aux dépens d'un petit amas plein de cellules mésodermiques (globules sanguins) d'abord mal défini, plus tard nettement circonscrit. Plus tard, il apparaît dans cet amas de cellules une cavité excentriquement placée qui s'étend rapidement, d'où résulte sa transformation en une vésicule sexuelle. — L'organe est relié dès le début à la paroi du cloaque par un cordon mésodermique formé d'une seule rangée de cellules. Puis la vésicule sexuelle se divise en deux lobes: l'un externe devient l'appareil femelle, l'autre interne devient l'appareil mâle. Les deux lobes, creux l'un et l'autre, s'ouvrent dans la cavité commune. Celle-ci s'étend en un long boyau rempli d'un liquide homogène et délimité par une couche de cellules plates. — Ce boyau court entre l'intestin d'un côté, l'estomac et l'œsophage de l'autre. Il se termine en cul de sac à ses deux extrémités. L'extrémité antérieure s'approche progressivement du cloaque. Au fur et à mesure qu'il s'allonge, le boyau se dédouble en deux canaux superposés et adjacents : l'externe devient l'oviducte, l'interne, le canal déférent. L'extrémité postérieure renflée du canal déférent est le testicule. Il est formé d'abord d'un lobe unique qui se subdivise plus tard en deux. Ceux-ci se subdivisent à leur tour en lobes testiculaires multiples.

L'épithélium plat qui circonscrit la large cavité de l'oviducte passe, en un point voisin de son extrémité postérieure, à un épithélium germinatif caractérisé par la présence d'ovules primordiaux, qui font d'abord saillie dans la cavité de l'oviducte. Mais en se développant, ils s'engagent dans le tissu conjonctif ambiant, entourés par une couche de cellules épithéliales plates. Ils forment alors des follicules appendus extérieurement à l'extrémité de l'oviducte. L'ensemble de ces follicules constitue l'ovaire. Quand l'œuf est mûr, il tombe dans l'oviducte.

„ Tant que le cul de sac antérieur de l'oviducte n'a pas atteint le cloaque, le canal déférent débouche dans l'oviducte. Quand plus tard il s'est mis en rapport avec l'épithélium du cloaque, le canal déférent se sépare complètement de l'oviducte et les deux canaux, accolés l'un à l'autre, dans toute leur étendue, s'ouvrent dans le cloaque par des orifices distincts.

„ Le développement des organes sexuels est le même chez *Perophora Listeri* (bourgeon) *Clavelina Rissoana* (bourgeon) et *Ciona intestinalis* (larve). „

Il ressort de ces observations que si, d'une part, le mésoderme se forme, tout au moins dans sa partie antérieure, comme chez l'Amphioxus, d'où il résulte que les Tuniciers sont évidemment des Entérocéliens, d'autre part, toute la suite de leur développement les rapproche des Pseudocéliens; *les diverticules cœlomiques se transforment dans le cours du développement individuel en un mésenchyme, identique à celui des Mollusques et il évolue comme chez ces derniers.* Certaines cavités qui apparaissent dans ce mésenchyme, à la façon d'un schizocèle, paraîssent homologues à des espaces Entérocéliens. Il n'y a donc pas lieu d'établir une distinction essentielle entre une cavité mésenchymatique et un entérocèle ou, tout au moins, certains espaces, nés dans le mésenchyme, peuvent être homologues à un entérocèle. C'est le cas notamment pour la cavité des organes génitaux. Si les Tuniciers sont Entérocéliens par leur origine, Pseudocéliens par la suite de leur développement et par leur organisation, il est évident que la distinction systématique, établie entre Pseudocéliens et Entérocéliens, perd toute valeur. Ce qui n'est pas moins bien établi c'est que le mésenchyme d'un Tunicier n'est nullement homologue à celui d'une Méduse ou d'un Actiniaire et que les Hertwig ont confondu sous un même nom, en se fondant sur une apparence commune, des formations totalement différentes. C'est pourquoi, si l'on veut conserver le nom de mésenchyme pour désigner objectivement un type histologique, il faut établir, au point de vue morphologique deux catégories de mésenchymes : *un mésenchyme primitif ou vrai* (Hydroméduaires et Actiniaires) et *un mésenchyme secondaire* ou *faux mésenchyme* (Tuniciers).

Pendant son séjour à Naples, en décembre 1881 et janvier 1882, Ch. Julin s'est surtout occupé de l'étude de l'organisation et du développement de quelques Ascidies composées et aussi de la Claveline de Risso. Il a réussi à préparer pour l'étude du développement de cette dernière espèce un riche matériel d'embryons et de bourgeons. La méthode qu'il a employée est la meilleure que nous connaissions sous la préparation des Tuniciers et tout spécialement pour la conservation des œufs et des larves. Elle consiste à traiter les Ascidies par l'acide acétique glacial pendant une ou quelques minutes, en proportionnant la durée de l'action à la dimension des objets; on achève de durcir par les alcools de plus en plus concentrés. La forme et jusqu'aux moindres détails de structure cellulaire sont admirablement conservés. Nous avons eu principalement recours à ce procédé pour préparer le matériel que nous avons recueilli, dans le cours des trois dernières années, pour l'étude des Ascidiens de notre littoral.

Nous avons poursuivi en commun, à partir de l'année 1882, l'étude des Ascidies. Nous avons publié, dans trois mémoires successifs, nos recherches 1° sur la segmentation chez les Ascidiens, dans ses rapports avec l'organisation de la larve (27); 2° sur le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles (28); 3° sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie, *Phallusia scabroïdes* (nov. sp.) (29).

Dans le présent travail nous ferons connaître nos observations :

1° Sur les premiers phénomènes du développement, depuis la fin de la segmentation, jusqu'à la formation du faux mésenchyme;

2° Sur la formation du cœur, du péricarde et des organes qui s'y rattachent, chez la larve et chez le bourgeon de la Claveline de Risso. Nous avons joint à cette partie du travail un chapitre relatif à la structure de la paroi cardiaque chez diverses formes de Tuniciers.

3° Sur la formation de l'appareil digestif.

4° Sur la formation des organes sexuels chez *Perophora Listeri*, *Clavelina Rissoana* et *Phallusia scabroïdes*. Nous avons consacré un chapitre spécial à l'ovogénèse. Il nous a paru utile de faire cette addition, à raison de l'intérêt d'actualité qui s'attache à ce problème, après les publications récentes de Fol, de Sabatier et de Roule.

5° Sur la formation des muscles du tronc, chez la Claveline, des tissus conjonctifs et des vaisseaux sanguins.

6° Nous avons discuté, dans un chapitre terminal, les conséquences que l'on peut déduire des faits acquis. Ce n'est pas seulement au point de vue de la solution des questions soulevées par les publications de Huxley, de Lankester, de Balfour et des frères Hertwig que les Tuniciers méritent toute notre attention. Leurs affinités avec les Vertébrés sont dès aujourd'hui si bien établies, que l'on ne compte plus guère d'opposants à la conclusion qui ressort avec évidence des mémorables travaux de Kowalewsky. Mais la morphologie comparée des Tuniciers et des Vertébrés est bien loin d'être éclaircie, et l'on n'est pas encore près de s'entendre sur la nature des rapports qui les rattachent les uns aux autres. Après avoir été considérés au début comme les formes ancestrales dont seraient issus les premiers Vertébrés, les Tuniciers sont, aux yeux de quelques naturalistes, des Vertébrés dégénérés, voire même des poissons dégradés.

Gegenbaur et Claus admettent un embranchement spécial des *Tunicata;* Balfour fait des Tuniciers, sous le nom de *Urochordata,* un sous embranchement des Chordés; Lankester et avec lui Dohrn et son école les rangent parmi les Vertébrés; Dohrn, pour être logique, doit même en faire une sous-division des Poissons : les Tuniciers seraient aux poissons ce que les Sacculines sont aux Cyrrhipèdes, ce que les Copépodes parasites sont aux Copépodes libres.

Avant de tirer de semblables conclusions, quant à la place qu'il convient d'assigner aux Tuniciers dans le système, il importe, pensons nous, que l'on soit plus complètement édifié sur la morphologie des Ascidiens.

Le magnifique travail que Hatschek a publié sur le développement de l'Amphioxus nous a si complètement initiés aux premières périodes de l'histoire de cet animal, qu'une comparaison détaillée avec les Tuniciers devient possible, à la condition toutefois que les études sur l'ontogénèse de ces derniers aient été poussées au même point. Les lecteurs jugeront si nous sommes autorisés à nous flatter d'avoir atteint notre but.

CHAPITRE PREMIER.

LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE LA CLAVELINA RISSOANA.

Dans un précédent travail nous avons décrit la segmentation et la constitution de la Gastrula(27). Nous y avons montré que la moitié droite du corps de cette larve, à symétrie bilatérale parfaite, provient toute entière et exclusivement du premier blastomère droit, que la moitié gauche de la même larve dérive du premier blastomère gauche. Le plan de symétrie de la larve répond au plan de séparation des deux premiers blastomères. Le premier chapitre du présent travail n'est que la continuation de l'étude du développement de la Claveline, dont nous avons commencé l'exposé dans ce premier mémoire.

STADE I.

Le plus jeune stade que nous étudierons ici est un peu plus avancé que le plus âgé de ceux que nous avons décrits dans notre travail sur la segmentation. La figure I*a* (pl. VII) montre l'embryon vu de dos; le blastopore, encore largement ouvert, s'ouvre à la face dorsale, plus près de l'extrémité postérieure que de l'extrémité antérieure de la larve. Son bord antérieur est très apparent; il en est de même de ses limites latérales. Au contraire, son bord postérieur, qui répond à la surface convexe de deux grosses cellules portant le numéro 4 dans toutes les figures qui représentent cette même larve sous différents aspects, ne peut avoir l'apparence d'un ligne. La figure I*a* représente l'ectoderme du côté de la face dorsale de la larve. Les contours de toutes les cellules ont été dessinés à la chambre claire et les dimensions des noyaux prises le plus exactement possible.

L'on remarquera que les cellules qui avoisinent le blastopore et en général toutes celles qui siègent au milieu de la face dorsale se font remarquer en ce qu'elles possèdent de très grands noyaux, tandis que les cellules des faces latérales, qui occupent les bords de la figure, possèdent des noyaux beaucoup moins volumineux. A ces différences dans les dimensions des noyaux correspond une différence marquée dans l'affinité du protoplasme de ces cellules pour les matières colorantes : dans toutes les larves de ce stade, traitées par le carmin boracique et suffisamment décolorées, les cellules dorsales à gros noyaux restent assez vivement colorées en rose, alors que les cellules ectodermiques des faces latérales et de la face ventrale ne présentent plus, dans leur corps protoplasmique, aucune trace de carmin. Enfin ces cellules dorsales ont une forme cuboïde, tandis que les cellules du reste de l'épiblaste sont plates. C'est ce qui ressort d'un coup d'œil jeté sur les figures I*c*, I*d* et I*e;* I*c* représentant la coupe optique sagittale et à peu près médiane de la même larve, I*d* et I*e* des coupes transversales, I*d* en avant du blastopore, I*e* au niveau de cet orifice.

Nous désignerons dès à présent sous le nom de plaque médullaire la partie de l'épiblaste qui se constitue de cellules roses à gros noyaux; épiderme, le reste de l'épiblaste. L'étude des stades ultérieurs du développement justifiera suffisamment ces dénominations.

Il est facile de reconnaître, tant en avant que sur les côtés du blastopore, les limites de la plaque médullaire. En avant de cet orifice, la plaque se constitue de trois rangées transversales de cellules médullaires : la première se compose de six cellules; les deux suivantes, de huit chacune. Aux deux côtés du blastopore la plaque médullaire se compose, dans le sens transversal, de deux cellules, l'externe recouvrant en partie l'interne. C'est ce que montre bien la figure I*a*, qui représente la larve vue de dos; cela résulte aussi de l'examen des coupes optiques représentées en I*c*, I*d* et I*e*. La figure I*e* est très instructive en ce qu'elle fait voir comment les cellules médullaires externes recouvrent partiellement les internes.

Il est moins facile de déchiffrer comment les cellules sont groupées à l'extrémité postérieure du blastopore et de déterminer leur signification. La figure I*a* montre en arrière du blastopore deux grandes cellules en voie de division; elles portent le numéro 4; l'une d'elles siége à droite, l'autre à gauche du plan médian. Ces cellules superficiellement placées, en partie recouvertes par les cellules médullaires voisines, recouvrent elles même les deux petites cellules cunéiformes, que nous avons signalées à tous des stades de la segmentation et dont nous avons fait connaître la dérivation. La coupe optique (fig. I*c*) nous montre que ces petites cellules cunéiformes, sous jacentes aux grandes cellules ovoïdes en voie de division, sont recouvertes en arrière par les cellules épidermiques postérieures et que celles-ci tendent à recouvrir aussi, d'arrière en avant, les grandes cellules ovoïdes, qui bordent en arrière le blastopore. Les caractères du protoplasme des cellules en voie de division et des cellules cunéiformes nous portent à croire qu'elles font partie les unes et les autres de la plaque médullaire et l'étude des stades ultérieurs ne laisse aucun doute sur l'exactitude de cette détermination.

S'il en est ainsi, l'ébauche du système nerveux central présente la forme d'un anneau ou plus exactement celle d'une bague chevalière, l'anneau élargi en une plaque en avant du blastopore se rétrécit progressivement sur les côtés et se réduit à son minimum en arrière de cet orifice. Cet anneau médullaire se trouve même déjà constitué, quand la Gastrula est encore largement ouverte. Au stade que nous avons représenté figure 11 de notre mémoire sur la segmentation (27) il règne, sur tout le pourtour du blastopore, un anneau formé par des cellules cuboïdes, riches en protoplasme, très avides de carmin et remarquables par leurs noyaux volumineux. A ce stade déjà, l'extrémité postérieure de l'embryon se reconnait facilement aux petites cellules cunéiformes qui siègent sous l'épiblaste. La coupe antéro-postérieure représentée figure 11*a* montre l'anneau élargi en avant et formé de trois rangées transversales de cellules, tandis que, en arrière du blastopore, il n'existe que deux cellules médullaires, y compris la petite cellule cunéiforme. A ce stade, il n'existe encore, aux côtés du blastopore, qu'une seule rangée de cellules médullaires. C'est ce que montre bien la coupe transversale représentée figure 11*c*, où l'on voit cette cellule engagée à la manière d'un coin, à faces latérales convexes, entre une cellule endodermique et une cellule épidermique, moulées sur elle l'une et l'autre.

Il en résulte que dès le moment où l'invagination de l'endoderme commence à se produire, dès le moment où la Gastrula devient reconnaissable, l'ébauche du système nerveux central se distingue déjà du reste de l'épiblaste, qu'elle affecte la forme d'un anneau répondant au pourtour du blastopore et siégeant à la limite entre l'endoderme et l'ectoderme. Cet anneau complet, élargi en avant du blastopore, se rétrécit sur ses côtés et à sa limite postérieure. En même temps que le blastopore se rétrécit, cet anneau médullaire gagne la face dorsale de la larve, le nombre des cellules qui le constituent augmente, sa plaque antérieure s'étend, mais sa forme ne change pas et ses rapports avec le blastopore restent ce qu'ils étaient.

Endoderme. — Le feuillet interne de la Gastrula représentée figure I *b*, *c*, *d*, *e* est formé partout par une seule assise de cellules. Mais il y a lieu de distinguer, dans ce feuillet, deux parties : la partie de l'endoderme qui est sous-jacente à l'anneau médullaire, est formée de cellules beaucoup plus petites que la partie qui est recouverte par l'épiderme proprement dit. La première affecte, comme la plaque médullaire, la forme d'un anneau entourant le blastopore. Elle constitue *l'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste;* la seconde est l'hypoblaste proprement dit.

La corde dorsale va se former aux dépens des cellules qui siègent sous la plaque médullaire, en avant du blastopore, près de la ligne médiane de l'embryon. En allant d'avant en arrière, on compte trois rangées transversales de cellules notocordales, comme le montrent les figures I*b*, qui représentent une coupe optique horizontale de la larve, reposant sur sa face ventrale et I*c*, qui représente une coupe optique sagittale et à peu près médiane de la même larve. Ces cellules constituent la voûte de l'archenteron (fig. I*c*). Les cellules qui siègent d'une part aux côtés du blastopore, d'autre part aux limites latérales de l'ébauche de la notocorde donnent naissance au mésoblaste futur. Mais il n'est pas possible de reconnaître, au stade que nous considérons, la limite entre l'ébauche de la notocorde et celle du futur mésoblaste. Les deux cellules qui occupent l'extrémité postérieure de l'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste se font remarquer par leurs dimensions exceptionnelles. Elles sont si semblables aux grandes cellules du futur hypoblaste, celles qui délimitent l'archenteron en avant, en dessous et sur les côtés, qu'on pourrait tout aussi bien les rattacher à l'hypoblaste qu'au mésoblaste futur. Ces deux cellules sont désignées par le nombre 15 dans toutes les figures représentant la larve que nous décrivons.

Il est à remarquer que l'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste était déjà bien reconnaissable au stade que nous avons représenté dans notre mémoire sur la segmentation, planche II, figure 11*a*. Seulement l'anneau n'était constitué encore, sur le pourtour du blastopore, que par une seule rangée de cellules, aussi bien en avant que sur les côtés et en arrière du blastopore.

Il ressort de là que, dès le moment où l'invagination d'où va résulter la formation de la Gastrula commence à se produire, l'on peut distinguer dans l'endoderme primitif, l'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste, de même que, dans l'ectoderme, la plaque médullaire se montre déjà bien différentiée.

L'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste a, comme celle du système nerveux central, la forme d'un anneau, formé de deux moitiés semblables, entourant le blastopore et ces deux ébauches, adjacentes l'une à l'autre, sont en continuité l'une avec l'autre au niveau de l'orifice et sur tout le pourtour de ce dernier. Les grandes cellules endodermiques postérieures marquent l'extrémité postérieure de l'endoderme de la larve, comme les petites cellules cunéiformes qu'elles supportent et avec lesquelles elles se continuent, marquent l'extrémité postérieure de la plaque médullaire.

STADE II.

Planche VII, figures 2*a*, 2*b*, 2*c*, 2*d*. Les figures 2*a*, 2*b* et 2*c* représentent une seule et même larve, 2*a* vue de dos, à la surface, de façon à montrer la plaque médullaire et l'épiderme; 2*b* vue de dos, sur un plan plus profond, de manière à montrer une coupe optique horizontale intéressant la plaque notocordale; 2*c* vue en coupe optique sagittale, à peu près médiane. 2*d* représente une coupe transversale réelle d'une autre larve de même âge. Cette coupe, parfaitement transversale, passe en avant du blastopore.

Toute la plaque médullaire s'est affaissée et en même temps incurvée, dans le sens transversal, de façon à constituer une gouttière antéro-postérieure, plus largement ouverte en avant, se rétrécissant progressivement en arrière. Les bords de la gouttière constituent deux bourrelets antéro-postérieurs saillants, qui se rejoignent en arrière du blastopore en une courbe semi-circulaire à concavité dirigée en avant.

La constitution de ces bourrelets, que nous appelons bourrelets dorsaux ou médullaires, se voit dans la figure 2*d*, qui représente une coupe transversale réelle faite un peu en avant du blastopore. La plaque médullaire s'y montre constituée de cellules présentant les mêmes caractères qu'au stade précédent. Les plus externes sont en grande partie recouvertes par les cellules épidermiques voisines et les bourrelets dorsaux sont constitués par ces cellules médullaires externes et les cellules épidermiques qui les recouvrent. Les coupes faites plus en avant, sont semblables à celle que nous avons figurée, en ce qui concerne les formations ectodermiques; cependant la gouttière médullaire devient de moins en moins profonde, les bourrelets dorsaux de moins en moins saillants, et tandis que la coupe figurée montre dans la plaque médullaire quatre cellules seulement, les coupes faites plus en avant en présentent six. Il est fort difficile de déchiffrer sur des coupes transversales les dispositions cellulaires réalisées en arrière du blastopore. Nous n'avons pas réussi à obtenir de bonnes coupes réelles bien sagittales de ce stade. Aussi nous bornerons-nous à décrire la coupe optique que nous avons représentée en 2*c*. En arrière du blastopore se voient quatre cellules superposées, qui se font remarquer en ce que leur protoplasme est avide de carmin et en ce qu'elles présentent de gros noyaux. La plus inférieure d'entre elles, est beaucoup plus petite que les autres ; elle est engagée, à la manière d'un coin, entre la troisième de la série que nous considérons et une grande cellule endodermique sous jacente. La comparaison de cette figure avec la figure 1*c* du stade précédent ne laisse aucun doute sur la valeur des quatre cellules situées en arrière du blastopore et recouvertes par l'épiderme. Elles constituent bien la portion terminale de la plaque médullaire et, si l'on compare la figure 2*c* avec la figure 3*a*, qui représente une coupe optique correspondante du stade suivant, il devient évident, que cette partie terminale de la plaque médullaire, située en arrière du blastopore, intervient dans la formation de la voûte du canal médullaire, dans la partie postérieure de la larve.

Notocorde. — La notocorde est beaucoup plus nettement séparée du reste de l'endoderme qu'au stade précédent, ce qui se reconnaît surtout bien distinctement dans les figures 2*c* et 2*d*, moins bien dans le dessin 2*b*, qui montre la plaque notocordale vue de dos. Elle est formée de quatre rangées antéropostérieures de cellules (fig. 2*d*), sous-jacentes à la plaque médullaire. (Voir aussi fig. 2*b*.)

Sur une coupe optique sagittale (fig. 2*c*), aussi bien que dans la projection horizontale (fig. 2*b*) on reconnait que chaque rangée antéropostérieure se constitue de cinq cellules. La rangée interne comprend les cellules portant, dans les deux figures, les numéros 16, 17, 18, 19 et 20. La dernière de ces cellules confine au blastopore, dont elle marque le bord antérieur.

Mésoblaste. — L'on peut distinguer dans le feuillet endodermique trois formations distinctes : la notocorde, les deux ébauches mésoblastiques et l'hypoblaste ou épithélium digestif. La notocorde qui siège à la voûte de l'archenteron (fig. 2*d*) se constitue d'une plaque légèrement incurvée, à concavité dirigée en bas. A droite et à gauche de la notocorde l'endoderme se constitue de petites cellules. Ces cellules contribuent à délimiter la cavité archentérique qui se prolonge à droite et à gauche en deux diverticules latéraux (fig. 2*d*). Ces portions latérales de l'endoderme, constituent les ébauches de la partie antérieure du mésoblaste.

Le plancher de l'archenteron est formé de grandes cellules chargées d'éléments deutoplasmiques, teintés en jaune. Ils donnent à ces cellules une apparence granuleuse toute particulière, qui se retrouve identique dans les cellules notocordales, tandis que les cellules mésoblastiques sont formées d'un protoplasme finement ponctué, se colorant en rose par le carmin boracique, à peu près comme les cellules médullaires.

Il ressort clairement de l'examen de cette coupe (fig. 2*d*) (12^e de la série) et des trois précédentes 1° que le mésoblaste se développe, comme la notocorde, aux dépens de l'endoderme de la Gastrula; 2° qu'il procède de deux diverticules latéraux de l'archenteron, affectant au début la forme de deux gouttières antéropostérieures, interposées entre l'ébauche notocordale et l'hypoblaste digestif de l'embryon. Les coupes transversales faites au niveau du blastopore et en arrière de cet orifice sont fort difficiles à déchiffrer. Les cellules 21 et 22 de la figure 2*b* sont certainement endodermiques par leur origine; il est probable qu'elles interviennent dans la formation du mésoblaste; mais elles diffèrent beaucoup par leurs dimensions des cellules qui délimitent les diverticules cœlomiques. On ne peut pas distinguer, dans les coupes transversales faites au niveau du blastopore ou en arrière de cet orifice les prolongements latéraux de la cavité archentérique.

STADE III.

Figures 3*a*, planche VII, coupe optique sagittale et médiane; 3*b*, 3*c*, 3*d*, 3*e*, 3*f*, 3*g*, planche VIII, coupes réelles successives transversales, un peu obliques, d'une larve de même âge. 23 coupes ont été pratiquées à travers cette larve; 3*b* est la 8^e; 3*c* la 11^e; 3*d* la 13^e; 3*e* la 15^e; 3*f* la 16^e; 3*g* la 18^e. — Fig. 3*h* (planche VII) une autre larve de même âge vue de dos.

Système nerveux. — La plaque médullaire incurvée en gouttière, est limitée latéralement par des bourrelets dorsaux, de plus en plus saillants et de plus en plus rapprochés l'un de l'autre, à mesure qu'on s'éloigne de l'extrémité antérieure de la larve; elle forme en arrière un tube fermé, recouvert par l'épiderme. Toutes les coupes montrent les bords de la plaque médullaire se continuant avec l'épiderme, le long des bourrelets dorsaux; en arrière le canal médullaire est délimité par des cellules médullaires, non seulement à son plancher et sur ses faces latérales, mais aussi à sa voûte. Sur aucune coupe on ne voit la disposition signalée, chez l'Amphioxus, par Kowalewsky (15) et par Hatschek (16), disposition que Seeliger (30) figure aussi chez la Claveline. Nous n'avons rien trouvé de semblable, ni à aucun stade du développement, ni en aucun point du corps larvaire. Comment la fermeture du tube médullaire s'est-elle faite dans la partie postérieure du corps? Si nous comparons le stade actuel avec le précédent, il nous paraît vraisemblable que les choses se passent comme Kowalewsky l'a décrit : nous pensons que la lèvre postérieure du blastopore s'est rapidement accrue d'arrière en avant, de façon à venir recouvrir la partie de la plaque médullaire située en avant du blastopore. Celle-ci devient le plancher du tube, tandis que sa voûte nait de la partie de la plaque médullaire qui siégeait en arrière du blastopore, dans la lèvre postérieure de cet orifice. La fermeture du tube médullaire, dans la partie postérieure de la larve résulterait alors avant tout d'un changement de position des parties constitutives de l'anneau médullaire primitif, accompagné d'un accroissement, résultant d'une multiplication des cellules de la portion rétro-blastoporique de la plaque médullaire. Constatons que la gouttière médullaire est, à peu de chose près, également large dans toute sa longueur, comme le montre bien la série des figures 2*b* à 2*f*. Il n'y a guère de différences sous ce rapport entre la 13ᵉ et la 17ᵉ coupe. Dans toute la longueur de la larve la plaque médullaire, qu'elle constitue le plancher d'une gouttière ou la paroi d'un tube, se montre constituée de six cellules, dans une coupe transversale quelconque. Le fait que la coupe transversale du tube médullaire se montre constituée de six cellules, tandis que, au stade précédent, l'on ne compte, immédiatement en avant du blastopore, que 4 cellules médullaires, confirme l'opinion que nous venons d'émettre quant à l'intervention de la portion rétro-blastoporique de la plaque médullaire dans la formation de la voûte du tube nerveux.

Comme le montre clairement la figure 3*a*, le canal médullaire débouche en arrière dans l'archenteron. Kowalewsky a le premier fait connaître ce fait important; le canal neurentérique est cette partie du conduit qui contourne en arrière l'extrémité postérieure de la notocorde.

L'on voit aussi, dans cette figure (3*a*), que le tube médullaire, dans sa voûte aussi bien que dans son plancher est constitué par des cellules dont les noyaux contrastent, par leurs dimensions et par tous leurs caractères, avec les noyaux cellulaires des formations voisines. Le tube médullaire se continue en arrière avec l'hypoblaste digestif; mais la limite entre les deux formations est très nettement indiquée par la cellule cunéiforme. Celle-ci ne diffère plus guère, par ses dimensions, des autres cellules médullaires.

Notocorde. — L'ébauche de la corde dorsale constitue, à ce stade, un organe fort volumineux. Elle présente son maximum d'épaisseur à son milieu, et s'amincit vers ses deux extrémités (fig. 3*a*). En avant elle ne présente, en hauteur, qu'une cellule unique; dans le reste de son étendue elle montre dans son épaisseur deux cellules superposées. Dans sa largeur on distingue quatre cellules comme le montre la figure 3*h* qui représente la plaque notocordale en projection horizontale. Dans les coupes transversales on voit en avant quatre cellules, plus en arrière six cellules (fig. 3*b* et suivantes). A son extrémité antérieure la notocorde se continue avec l'hypoblaste digestif, en arrière avec le plancher du tube médullaire (fig. 3*a*).

La série des figures 3*b*, 3*c*, 3*d*, 3*f*, 3*g* montre que la notocorde est en avant une plaque incurvée de façon à constituer une gouttière ouverte dans l'archenteron (figures 3*c* et 3*d*); plus en arrière elle constitue un cordon plein. Cependant la figure 3*e* permet de reconnaître encore une trace de gouttière.

Il semble donc que le cordon plein se forme par incurvation progressive de la plaque notocordale ou, si l'on veut, par l'accolement des faces latérales de la gouttière; la notocorde est donc un tube virtuel. L'étude des stades précédents et subséquents confirme cette manière de voir.

Mésoblaste. — Le mésoblaste se constitue de deux bandes latérales de cellules. Les coupes figurées en 3*c* à 3*g* sont légèrement obliques. La figure 3*c* montre l'extrémité antérieure de la bande mésoblastique gauche, tandis que, à droite, la coupe passe en avant de l'extrémité antérieure du feuillet moyen. Il ressort clairement de l'examen de la série des coupes, que les bandes mésoblastiques sont formées en avant de deux assises de cellules, tandis que, en arrière, ce feuillet n'est représenté que par une assise unique de cellules beaucoup plus grandes. En avant les ébauches mésoblastiques sont interposées entre l'hypoblaste intestinal et l'épiderme, tandis que, en arrière, le mésoblaste est formé par un assise unique de cellules, qui se continue en bas avec les cellules hypoblastiques. Elles diffèrent de ces dernières par des noyaux plus volumineux, plus pâles et par un protoplasme moins chargé d'éléments deutoplasmiques verdâtres.

En avant, surtout à gauche, l'on distingue encore des indices manifestes du processus génétique qui a donné naissance au mésoblaste. Des deux assises cellulaires qui constituent l'ébauche mésoblastique, l'une, interne, adjacente à l'hypoblaste, se continue avec cette partie de l'endoderme qui forme le plancher de l'archenteron, l'autre externe, répondant au feuillet somatique se continue avec la plaque notocordale. Entre les deux se voit encore une trace du diverticule de la cavité archentérique. Cette partie latérale de la cavité de l'archenteron, s'étend virtuellement entre les deux assises mésoblastiques et représente la cavité cœlomique de la Claveline.

En arrière, ce sont les portions latérales de l'endoderme primitif qui représentent les ébauches des plaques musculaires et l'on distingue déjà fort bien, au stade que nous considérons, la partie du mésoblaste qui va se résoudre en petites cellules rondes et plus tard engendrer les tissus conjonctifs et musculaires aussi bien que les éléments figurés du sang de l'adulte, de la partie qui va donner naissance aux cellules musculaires de la queue.

STADE IV.

Planche VIII, figure 4*a*, larve entière vue de profil. Le dessin représente la coupe sagittale optique de la larve. Le mésoblaste est projeté sur cette coupe sagittale. Figure 4*b*, la même larve vue de dos; le contour du système nerveux est seul indiqué. Il se projette en avant sur le tube digestif, en arrière sur la notocorde, dont les cellules sont dessinées. Sur les côtés se voit le mésoderme formé en avant de petites cellules polyédriques, en arrière de grandes cellules. Les figures 4*c*, 4*d*, 4*e*, 4*f*, 4*g*, représentent des coupes transversales successives d'un larve de même âge. Ces coupes sont légèrement obliques. 4*c* représente la 13^e coupe, 4*d* la 14^e, 4*e* la 15^e, 4*f* la 16^e, 4*g* la 18^e.

Système nerveux. — Il présente la forme d'un tube fermé dans la plus grande partie de sa longueur; il est ouvert seulement à son extrémité antérieure. Cet orifice représenté en 4*a* et 4*b*, a une forme triangulaire. Les bords latéraux, convexes se réunissent en arrière en un angle aigu ouvert en avant. Son bord antérieur répond à la limite antérieure de la plaque médullaire. Le tube présente à peu près le même diamètre transversal dans toute sa longueur. L'ébauche encéphalique n'est pas encore séparée de l'ébauche de la moelle. Cependant le diamètre vertical du tube médullaire est un peu plus considérable en avant qu'en arrière (Fig. 4*a*.).

Si l'on compare cette larve à celle que nous avons décrite en dernier lieu l'on constate que la gouttière médullaire qui, au stade précédent, présentait à peu près la même largeur dans toute son étendue, s'est maintenant transformée en un tube, dans la plus grande partie de sa longueur. Il est éminemment probable que l'occlusion de la gouttière se fait à peu près simultanément dans toute la longueur et que la fermeture s'opère par rapprochement progressif et soudure ultérieure des bourrelets dorsaux. Le processus de l'occlusion est un peu différent dans la région postérieure de la larve, où elle se fait par une sorte de relèvement de la lèvre postérieure du blastopore, et dans la partie antérieure du corps, où elle est le résultat d'un rapprochement progressif des bourrelets dorsaux.

Dans toutes les coupes que nous avons figurées, la paroi du tube médullaire se montre constituée de 4 cellules : l'une d'elles occupe le plancher, deux les faces latérales, une la voûte du canal (fig. 4*c* à 4*g*). Au contraire, au stade précédent, chacune des coupes transversales de la plaque médullaire incurvée, aussi bien en avant où elle constitue le plancher d'une gouttière, qu'en arrière où elle forme la paroi d'un tube, montre six cellules médullaires, trois à droite, trois autres à gauche du plan médian. Il s'est donc produit un déplacement, une sorte de chevauchement des cellules, en même temps que la fermeture du tube s'est opérée. Il est à remarquer cependant que dans les premières coupes intéressant le système nerveux la plaque médullaire est encore formée de six cellules. C'est le cas, notamment au niveau de l'orifice antérieur du tube médullaire.

Au début (1^er^ stade décrit) la plaque médullaire ne dépassait guère en avant l'ébauche de la notocorde. Mais peu à peu l'extrémité antérieure de la plaque médullaire progresse vers l'avant et, au stade que nous considérons, l'extrémité antérieure de la notocorde est déjà fort en retrait sur la limite antérieure du système nerveux.

A l'extrémité postérieure du corps la série des cellules qui forment la voûte du canal médullaire se continuent encore avec les cellules hypoblastiques qui représentent le plancher de la cavité archentérique dans la région de la queue. Mais l'extrémité postérieure de la notocorde, en s'appliquant contre les cellules neurales, est venu clore le canal neurentérique : la cavité archentérique réduite ne communique déjà plus avec le canal médullaire. C'est ce qui se voit bien dans la figure 4*a*.

Notocorde. — La notocorde a une forme ovoïde. Elle constitue encore la voûte de l'archenteron. Son extrémité antérieure se continue en avant avec l'hypoblaste digestif (fig. 4*a*). Soit qu'on l'examine de profil (fig. 4*a*) soit qu'on la voie de face, la larve reposant sur sa face ventrale, on reconnait très distinctement deux rangées de noyaux dans la notocorde et les contours des cellules se montrent très nettement. La coupe transversale réelle, figurée en 4*e*, permet de reconnaître six cellules, trois droites et trois gauches, que l'on serait tenté, à première vue, de rattacher à la notocorde.

A son extrémité antérieure (coupe précédente, fig. 4*d*) la corde se constitue de deux cellules seulement, une droite et une gauche. Plus en arrière (4*f* et 4*g*) le nombre des noyaux que l'on trouve sur une même coupe varie de cinq à trois. Il est à remarquer qu'il est fort difficile d'obtenir une coupe parfaitement transversale.

La notocorde affecte encore manifestement en avant la forme d'une gouttière (fig. 4*e* et 4*f*). Très large sur la coupe 4*e*, elle se rétrécit brusquement sur la coupe suivante 4*f*. Dans les coupes intéressant la portion postérieure de la larve la notocorde apparaît sous la forme d'un cordon plein (fig. 4*g*).

Les cellules de la notocorde présentent toujours exactement le même aspect que les cellules hypoblastiques.

La cavité archentérique délimitée en bas par l'hypoblaste, en haut par la notocorde, se réduit considérablement d'avant en arrière, la notocorde envahissant de plus en plus cette cavité. Dans la portion terminale de la larve cette cavité a complètement disparu, la notocorde s'appliquant immédiatement contre l'hypoblaste, réduit, dans cette région, à deux séries de cellules juxtaposées (fig. 4*g*).

Mésoblaste. – Il se constitue comme aux stades précédents de deux bandes cellulaires, siégeant aux faces latérales de la larve. Les coupes représentés en 4*e* et 4*f* sont les seules qui permettent encore de reconnaître le processus génétique qui a donné naissance à ce feuillet.

Les bandes mésoblastiques dépassent déjà légèrement en avant l'extrémité antérieure de la notocorde (4*a*, 4*b* et 4*c*).

L'on peut distinguer dans chacune d'elles, mieux encore qu'au stade précédent, deux parties. La partie antérieure de chacune des bandes mésoblastiques est formée de petites cellules polyédriques disposées non plus en deux, mais en plusieurs assises cellulaires. Ce sont des amas cellulaires pleins dans lesquels on ne distingue déjà plus de disposition épithéliale proprement dite (fig. 4*c*, 4*d*) et dont l'épaisseur diminue légèrement d'avant en arrière. Ils siègent sur les faces latérales du tube médullaire, et sont complètement séparés l'une de l'autre par le système nerveux en haut, la notocorde au milieu, le tube digestif en bas (fig. 4*d* et 4*f)*.

La partie postérieure des bandes mésoblastiques, au contraire, est formée d'une assise unique de grandes cellules polygonales (fig. 4*a*, 4*f* et 4*g*) appliquées sur les faces latérales de la notocorde. Ces bandes, que nous appellerons dès à présent, les plaques musculaires caudales, se continuent en bas avec l'hypoblaste digestif de la région caudale de l'embryon (fig. 4*f* et 4*g*).

Il ressort avec évidence de l'étude comparative des stades successifs que les plaques musculaires caudales sont des portions différentiées de l'endoderme primitif, et que la cavité archentérique est encore représentée virtuellement, dans une coupe comme celle que nous avons figurée en 4*g*, par une ligne sémilunaire à concavité dirigée en haut et séparant la notocorde d'une part, les plaques musculaires et l'hypoblaste de l'autre.

Nous avons montré plus haut que la partie antérieure du mésoblaste se constitue, au début, de deux assises cellulaires, présentant l'une et l'autre un caractère épithélial. Ces assises, que nous avons appelées couche somatique et couche splanchnique du mésoblaste, délimitaient une cavité communiquant avec la cavité digestive future. Il eut été important de pouvoir trancher la question de savoir laquelle de ces deux assises se continue, en arrière, dans les plaques musculaires caudales. L'examen du stade III ne nous a pas permis de trancher la question; mais l'étude attentive de la série des coupes du stade IV nous autorise à penser que c'est la série des cellules mésoblastiques adjacentes à la notocorde qui se continue en arrière dans les cellules musculaires caudales. L'on reconnait en effet, dans la coupe figurée en 4*f*, (à droite) que les cellules adjacentes à la corde sont un peu plus volumineuses que celles qui sont immédiatement sous-jacentes à l'épiderme. Les trois cellules plus inférieures, se rapprochent, par leurs dimensions, des cellules musculaires de la coupe suivante. Sans vouloir affirmer que les coupes dont il s'agit démontrent l'exactitude de cette manière de voir, il nous semble cependant qu'elles justifient cette opinion. Il en résulterait qu'il se forme des cellules musculaires caudales, même dans la partie antérieure du mésoblaste.

Tube digestif. — De même que la larve montre déjà les premiers indices de la division future en une portion viscérale et une portion caudale du corps, le tube digestif se constitue déjà manifestement, au stade que nous considérons de deux parties : l'une antérieure dilatée l'autre postérieure rétrécie. Le tube digestif droit et parfaitement symétrique présente en avant une large cavité pourvue de deux cornes latérales; elle se continue, en arrière, dans la portion rétrécie qui s'engage dans la région de la queue et se réduit, bientôt à une fente virtuelle, sous-jacente à la notocorde. Cette division du tube digestif ne répond pas cependant à celle de la larve. La portion viscérale du corps de la larve renferme non pas seulement la dilatation antérieure du tube digestif, mais aussi une partie de sa portion rétrécie.

La partie antérieure du mésoblaste siège dans la portion viscérale du corps. Comme la limite antérieure des bandes mésoblastiques marque la ligne suivant laquelle commence le rétrécissement du tube digestif, il est clair que la division extérieure du corps ne répond pas à celle du tube digestif.

L'hypoblaste intestinal est immédiatement accolé à l'épiderme sauf en arrière, où les bandes mésoblastiques s'interposent entre le revêtement externe du corps et la paroi épithéliale du tube alimentaire.

Les noyaux des cellules hypoblastiques siègent généralement au voisinage de la cavité digestive.

STADE V.

Planche VIII, fig. 5*a*, larve vue de profil. Coupe optique sagittale avec le mésoblaste. Fig. 5*b*, la même vue de dos. La partie terminale de la queue, dirigée en bas n'a pas pu être représentée. Fig. 5*c* à 5*g*, coupes transversales successives d'un larve un peu plus âgée. 5*c* représente la 3^e^ coupe; 5*d* la 8^e^; 5*e* la 11^e^; la queue est coupée transversalement tout près de son extrémité. 5*f* est la 12^e^; 5*g* la 15^e^ de la série.

Système nerveux. — Il n'a guère subi de modifications. Il est encore ouvert en avant par un orifice triangulaire à sommet dirigé en arrière. Cependant la partie du tube médullaire qui dépasse en avant l'extrémité de la corde commence à se renfler en une vésicule allongée. A la coupe transversale on distingue partout quatre cellules médullaires, sauf à l'extrémité tout-à-fait antérieure, où l'on en compte six (fig. 5*c* et 5*d*). La coupe représentée en 5*g* montre également six cellules; mais il faut tenir compte de l'obliquité de la coupe qui ne permet pas une numération exacte.

Le canal central de la moelle a une forme quadrilatère; il est plus développé dans le sens transversal qu'en hauteur.

A son extrémité postérieure le tube médullaire se réduit à une mince plaque superposée à la notocorde et formée de deux petites cellules aplaties. (Fig. 5*e* montre la coupe de la queue tout près de son extrémité.)

Notocorde. — Elle s'est considérablement allongée et ne présente plus qu'un faible diamètre, comparativement aux stades précédents. Elle est constituée d'une rangée unique de cellules discoïdes placées à la suite les unes des autres; elle est comparable à une pile de pièces de monnaie. Il est donc certain que les cellules notocordales se déplacent les unes vis-à-vis des autres, qu'elles se glissent les unes entre les autres, comme le font les cartes d'un jeu à jouer quand, dans le but de mêler les cartes, on place verticalement l'une des moitiés du jeu sur l'autre et que l'on exerce une pression sur les cartes de la moitié supérieure du jeu, de façon à les obliger à s'insinuer entre celles de la moitié inférieure. Le début du phénomène est indiqué dans la figure 4*b*.

A partir de ce stade la notocorde, qui se constituait jusqu'ici de deux moitiés latérales juxtaposées, situées l'une à droite, l'autre à gauche du plan médian du corps, l'une des deux moitiés provenant du premier blastomère droit, l'autre du premier blastomère gauche, devient un organe médian et symétrique, résultant de l'enchevêtrement et de la postposition d'éléments cellulaires primitivement juxtaposés. Ce que nous venons de dire de la notocorde est vrai également pour le système nerveux central : lui aussi se constitue au début de deux moitiés semblables juxtaposées entre elles, adjacentes au plan médian du corps, et dérivées l'une du premier blastomère droit et de la moitié droite de la Gastrula, l'autre du premier blastomère gauche et de la moitié gauche de la Gastrula. Au stade précédent des cellules, latérales par leur origine, sont venues occuper la ligne médiane, de sorte que le plan médian du corps coupe en deux moitiés semblables les cellules occupant soit le plancher, soit la voûte du tube médullaire.

Il n'existe donc pas au début d'organes médians; les organes médians en apparence comme le myelencéphale et la notocorde sont, de par leur origine, des organes pairs et latéraux, comme tous les autres organes du corps. Ce que nous appelons le plan médian de la larve symétrique des stades subséquents, n'est plus le plan médian réel, ce mot étant pris dans son sens, anatomique : la symétrie bilatérale primitive se perd dans le cours du développement, ce qui résulte de ce que des éléments cellulaires nés à droite du plan médian primitif, en gagnant la ligne médiane passent en partie dans la moitié gauche du corps et vice-versa. Ce passage d'éléments cellulaires d'une moitié du corps dans l'autre est plus évidente encore et beaucoup plus complète, en ce qui concerne le feuillet moyen. Le mésoblaste lui aussi est formé au début de deux moitiés semblables et latérales : l'une nait du premier blastomère droit et de la moitié droite de la Gastrula, l'autre du premier blastomère gauche et de la moitié gauche de la Gastrula. Tous les éléments cellulaires qui en dérivent ont donc leur origine les uns à droite, les autres à gauche. Mais bientôt arrive le moment où toute la partie antérieure des bandes mésoblastique se résoud en cellules libres qui, sous forme de globules sanguins, vont circuler dans l'organisme et, sans nul souci de leur origine, concourir non-seulement à l'entretien mais aussi à l'édification du corps de la jeune Ascidie.

Mésoblaste. — La partie antérieure des bandes mésoblastiques s'est considérablement développée et les cellules, en se multipliant, ont donné naissance à deux amas cellulaires considérables, siégeant sur les côtés du myelencéphale et de la notocorde, entre le tube digestif et l'épiderme. Ces cellules, de petites dimensions, sont pressées les unes contre les autres et présentent encore des formes polyédriques. Les plaques musculaires caudales sont constituées chacune de trois rangées de cellules polygonales (fig. 5*a*), sauf à l'extrémité postérieure de la queue (figure 5*e* et 5*f*).

Tube digestif. — Dans la portion viscérale du corps la dilatation antérieure du tube digestif présente les mêmes caractères qu'au stade précédent. Mais, tandis que la notocorde se continuait, à son extrémité antérieure, avec l'épithélium hypoblastique, à la voûte de la cavité digestive, au stade que nous considérons, la notocorde se trouve interposée en avant entre le tube médullaire et l'épithélium digestif. C'est ce qui ressort clairement de l'examen de la coupe représentée en 5*f* et de quelques coupes voisines que nous avons cru inutile de reproduire. D'où vient cette différence? Nous pensons qu'elle résulte de l'occlusion de la gouttière notocordale. Au stade précédent la notocorde constituait encore, à son extrémité antérieure, une plaque incurvée délimitant une gouttière ouverte dans l'archenteron (fig. 4*e* et 4*f*). L'on peut se demander, quand on examine avec attention la coupe représentée en 4*e*, si l'ébauche notocordale se constitue de six cellules, comme l'on serait tenté de le croire à première vue, ou de quatre cellules seulement, auquel cas les deux cellules inférieures, interposées entre la gouttière notocordale et les gouttières cœlomiques seraient des cellules hypoblastiques destinées à former, après l'occlusion des gouttières, la voûte de la cavité digestive. L'étude minutieuse de la série des coupes représentées en 4*c* à 4*f* d'une part, la comparaison du stade 4 au stade 5 de l'autre, nous portent à croire que la dernière manière de voir est fondée et que, par conséquent, chez la Claveline comme chez l'Amphioxus, les cellules endodermiques interposées entre l'ébauche notocordale et les ébauches mésoblastiques concourrent à clore la cavité digestive sous la notocorde.

Tandis que la paroi du tube digestif se complète sous l'extrémité antérieure de la corde dorsale, par la formation d'une voûte épithéliale distincte de la notocorde, la cavité archentérique disparaît dans la plus grande partie de la queue : Les cellules hypoblastiques qui constituaient le plancher de cette cavité viennent s'appliquer contre la face inférieure de la corde dorsale (5*e*, 5*f*, 5*g*).

Il n'en est pas moins vrai que virtuellement le tube digestif s'étend en ligne droite dans toute la longueur de la larve pour se continuer, en contournant l'extrémité postérieure de la notocorde dans la cavité médullaire.

Nous ne poursuivrons pas ultérieurement le développement de la larve, en suivant pas à pas les changements qu'elle subit dans sa forme et l'évolution des diverses ébauches dont nous avons fait connaître la genèse. Notre but a été de combler, par de nouvelles observations, les lacunes que présentait encore l'histoire des appareils dont l'origine première était incomplètement connue ou inexactement décrite. Notre intention n'est pas d'allonger inutilement ce travail en répétant, à propos de la Claveline, ce qui a été si excellemment décrit par Kowalewsky, en ce qui concerne les Ascidies simples et en particulier la *Phallusia mamillata*. Nous avons publié dans un travail spécial l'histoire du système nerveux central; nous exposerons plus loin nos recherches sur le développement du cœur, des organes génitaux et des muscles.

Kowalewsky a montré le premier comment les petites cellules qui constituent à un moment donné les extrémités antérieures des bandes mésoblastiques se séparent les uns des autres et comment, à la suite de l'apparition d'un espace de plus en plus étendu entre l'hypoblaste et l'épiderme, ces cellules s'insinuent individuellement entre ces deux épithéliums. Ces amas cellulaires se résolvent en cellules libres, aux dépens desquelles se développeront plus tard les tissus conjonctifs, les muscles de la portion viscérale du tronc, enfin et surtout les globules sanguins de la larve urodèle et par conséquent de l'adulte.

Les cellules hypoblastiques sous-jacentes à la notocorde elles aussi paraissent se transformer en petites cellules rondes semblables aux cellules mésoblastiques libres; à la place qu'elles occupaient apparait un espace sanguin longitudinal, délimité en haut par la corde, sur les côtés par les muscles, en bas par l'épiderme.

Les coupes de larves que nous avons représentées (pl. IX) montrent bien comment l'épiderme, primitivement accolé aux organes sous jacents, s'en écarte progressivement. Une cavité de plus en plus étendue, envahie au fur et à mesure qu'elle se développe par les petites cellules qui proviennent de la résolution des parties antérieures des bandes mésoblastiques, apparaît entre l'épiderme et le tube digestif. Cette cavité présente tous les caractères d'un blastocèle. Claus et avec lui Seeliger l'appellent cavité primaire du corps *(primäre Leibeshöhle).*

Il est fort difficile de dire si la substance anhyste qui la remplit est du plasma sanguin ou une substance gélatineuse plus ou moins consistante. Au début toutes les cellules qui s'y trouvent sont de forme arrondie (pl. IX, fig. 2*a* à 2*d*). Mais à des stades un peu plus avancés, indépendamment de nombreuses cellules rondes, on trouve ça et là dans le blastocèle, quelques cellules fusiformes ou étoilées, très rares d'abord (pl. IX, fig. 3*a* à 3*d*) plus fréquentes ensuite (pl. IX, fig. 4*a* à 4*e*). On en trouve bien ça et là au milieu du blastocèle; mais elles sont en plus grand nombre appliquées soit à la face profonde de l'épiderme, soit au contact de l'hypoblaste. Il se constitue même deux plaques de ces cellules, fusiformes à la coupe, aux faces latérales du corps, immédiatement sous l'épiderme. Ces plaques latérales, l'une droite, l'autre gauche sont bien indiquées dans les figures 4*a* à 4*e* de la planche IX. Il ressort avec évidence de l'étude comparative de larves de plus en plus âgées que les tissus conjonctifs et les faisceaux musculaires du tronc de la Claveline naissent de semblables cellules rondes primitives; les unes et les autres ont la même valeur, la même signification et la même origine. Il n'y a pas le moindre doute sur ce point : les tissus conjonctifs et musculaires, aussi bien que les éléments figurés du sang, dérivent des portions antérieures des bandes mésoblastiques primitives. Celles-ci se résolvent donc en un mésenchyme, de tous points semblable au mésenchyme typique d'une larve de mollusque. Au fur et à mesure que les tissus conjonctifs et musculaires se développent, le blastocèle primitif se réduit, se subdivise et se complique; il se transforme en un système de canaux et d'espaces communiquant largement les uns avec les autres. Ces espaces constituent le système vasculaire de l'adulte. Creusés dans le mésenchyme, de la même manière que les espaces sanguins et la cavité du corps des Mollusques, ils méritent, tout aussi bien que chez ces derniers, d'être désignés sous le nom schizocêle.

Comme nous l'avons dit plus haut, ici comme chez les Mollusques, il est difficile de trancher la question de savoir si le blastocèle est bien une cavité remplie par un liquide tenant en suspension des globules, ou s'il est un espace virtuel rempli par une substance gélatineuse, dans laquelle se creuseraient ultérieurement des trouées vasculaires. Comme l'ont fait observer les frères Hertwig, dans la première hypothèse, le blastocèle occupé par un mésenchyme ne constituerait pas une cavité proprement dite; le mot blastocèle pourrait être supprimé : les cavités vasculaires, se développant secondairement dans le mésenchyme seraient des espaces schizocéliens. Dans la seconde hypothèse le schizocèle ne serait que le blastocèle réduit. Le mot schizocèle ferait double emploi.

Avant de passer à l'exposé de nos observations sur la formation du cœur, du tube digestif de l'adulte, des organes génitaux et des muscles, nous voulons jeter un coup d'œil rétrospectif sur les faits que nous venons de faire connaître, les mettre en regard avec les observations de nos devanciers et en tirer les conclusions qu'ils comportent.

I. Dans notre travail sur la segmentation nous avons établi que le premier plan de segmentation répond au plan médian de la Gastrula. Toute la moitié droite du corps procède du blastomère droit, la moitié gauche du blastomère gauche. Les organes médians, tels que le tube médullaire et la notocorde procèdent d'une double ébauche et se constituent de deux moitiés parfaitement semblables, séparées l'une de l'autre par le plan médian anatomique, mais adjacentes à ce plan. Dans les plus jeunes stades larvaires aucune cellule du corps ne siège dans le plan médian. Mais plus tard des cellules nées soit à droite, soit à gauche, viennent se placer sur la ligne médiane (Tube médullaire, notocorde) et deviennent ainsi des éléments en apparence médians et symétriques; d'autres peuvent même passer de la moitié droite dans la moitié gauche du corps et vice-versâ. C'est ce qui se produit certainement pour une partie des cellules du mésoblaste, peut être aussi pour d'autres cellules.

II. Le second plan de segmentation est transversal, le troisième horizontal; c'est-à-dire que le second plan divise chacun des blastomères primitifs en un blastomère antérieur ou céphalique et en blastomère postérieur ou caudal; le troisième plan divise les quatre premiers blastomères en quatre dorsaux et quatre ventraux.

III. La formation de l'ectoderme se fait progressivement par poussées successives aux dépens de globes mixtes. Nous entendons par là des blastomères renfermant à la fois en eux des matériaux destinés à former de nouveaux globes ectodermiques et des éléments destinés à former des cellules endodermiques. Les quatre premiers blastomères sont mixtes.

Au stade 8 il existe	4 globes ectodermiques et 4 globes mixtes.
Au stade 16	10 globes ectodermiques et 6 globes mixtes.
Au stade 32	26 globes ectodermiques. 4 — endodermiques. 2 — mixtes.
Au stade 44	32 globes ectodermiques. 12 — endodermiques.

A partir de ce moment il ne se forme plus de cellules ectodermiques, si ce n'est pas division des cellules ectodermiques préexistantes : l'endoderme s'est constitué; la segmentation proprement dite est arrivée à son terme, l'invagination d'où va résulter la formation de la Gastrula commence à se produire.

IV. Les dernières cellules ectodermiques formées aux dépens des globes mixtes, siègent toujours à la périphérie de la plaque ectodermique antérieurement constituée. Comme c'est le bord de cette plaque qui devient l'ébauche du système nerveux, il est permis d'affirmer que les cellules dont procède l'épiderme sont engendrées avant celles qui donnent naissance au système nerveux.

V. La cavité de segmentation de forme tubulaire et verticale s'ouvre à l'extérieur, au stade huit, par ses deux extrémités. Au stade 16 la cavité de segmentation est close. Au stade 32 et aux stades suivants on n'en trouve plus de trace. Elle ne peut donc avoir aucun lien génétique avec les grands espaces qui se forment plus tard entre l'hypoblaste et l'épiblaste, espaces qui seront occupés par le mésenchyme.

VI. Dès le moment où l'invagination d'où résultera la Gastrula commence à se produire, les cellules médullaires, dont l'ensemble constitue l'ébauche du système nerveux, se distinguent des cellules épidermiques. Elles forment ensemble un anneau entourant immédiatement le blastopore; il a la forme d'une bague chevalière, l'anneau étant notablement plus large en avant que sur les côtés et en arrière du blastopore.

VII. Au même stade l'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste se sépare du reste de l'endoderme qui lui deviendra l'hypoblaste digestif de la larve. L'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste a, elle aussi, la forme d'un anneau entourant le blastopore. Cet anneau est sous-jacent à l'anneau médullaire.

VIII. Une partie importante de la plaque médullaire siège en arrière du blastopore. Elle répond à la portion médiane, rétroblastoporique, de l'anneau médullaire primitif. Elle fait partie de la lèvre postérieure du blastopore et contribue, dans la suite, à former la voûte du tube médullaire, dont le plancher se constitue, dans toute la longueur du corps, aux dépens de la partie de la plaque médullaire située en avant du blastopore. Nous ne pouvons que confirmer sur ce point les recherches très précises, très exactes et très complètes de Kowalewsky. Les choses se passent chez la Claveline comme chez *Phallusia mamillata*. La gouttière médullaire règne exclusivement en avant du blastopore, contrairement à l'opinion avancée par Seeliger. L'occlusion de la partie antérieure de la gouttière médullaire paraît se faire par rapprochement des bourrelets dorsaux, tandis qu'en arrière la fermeture est le résultat du déplacement de la partie de la plaque, qui siège au début en arrière du blastopore (Kowalewsky).

Faut-il en conclure à l'existence de deux processus évolutifs essentiellement différents dans l'histoire de l'occlusion du tube médullaire? Nous ne le pensons pas. Si l'on y réfléchit un peu, l'on s'aperçoit que le relèvement et l'extension en avant de la lèvre postérieure du blastopore peuvent être ramenés au soulèvement, suivi de rapprochement, des bourrelets dorsaux, au processus qui détermine l'occlusion de la partie antérieure du tube, à celui qui se présente chez tous les Vertébrés supérieurs. En effet, ce que nous avons appelé la portion rétroblastoporique de la plaque médullaire se constitue de deux parties latérales l'une droite, l'autre gauche. Ces parties qui bordent le blastopore sur les côtés et en arrière sont la continuation en arrière des bourrelets dorsaux. L'on peut donc s'imaginer qu'ils ne soient autre chose que les bourrelets dorsaux, reportés en arrière, de cette partie de la plaque médullaire qui siège immédiatement en avant du blastopore et que l'occlusion du canal médullaire en arrière soit par conséquent, comme en avant, le résultat du soulèvement, du rapprochement, puis de la soudure de ces portions terminales des bourrelets dorsaux. Ici, comme en avant, les bourrelets engendrent exclusivement la voûte du tube médullaire.

IX. Jamais, à aucun stade du développement et en aucun point du corps de la larve la plaque médullaire n'est séparée de l'épiderme pour constituer le plancher d'un canal dont la voûte serait formée par l'épiderme. La description et les figures de Seeliger, d'où résulterait, à ce point de vue, une identité complète entre la Claveline et l'Amphioxus, reposent sur des observations inexactes ou sur une interprétation erronée de préparations défectueuses.

X. Le système nerveux primitivement formé de deux moitiés latérales parfaitement semblables subit, dans le cours de son développement, des modifications profondes dans l'arrangement et la disposition de ses éléments constitutifs. Ces modifications sont telles que des cellules primitivement latérales viennent se placer secondairement dans le plan médian de la larve. Il est donc éminemment probable qu'un partie au moins des cellules qui proviennent de ces premières par voie de division passent dans l'autre moitié du tube médullaire. Si les choses se passent chez les Vertébrés comme chez la Claveline il est probable que ce transfert de cellules nerveuses d'un côté à l'autre des centres nerveux est la cause de l'entrecroisement des fibres bien connu dans le myelencéphale des Vertébrés.

XI. La notocorde se développe aux dépens de cette partie de l'endoderme primitif qui est sous-jacente à la portion médiane et problastoporique de la plaque médullaire. Elle prend naissance en avant du blastopore aux dépens d'un partie de l'ébauche qui engendre aussi le mésoblaste. Elle nait sous la forme d'une gouttière et se transforme en un cordon par rapprochement progressif des bords de la gouttière. Typiquement elle affecte donc l'apparence d'un tube. Elle se constitue au début de deux moitiés latérales semblables. Elle ne devient que secondairement un organe médian.

D'après Seeliger la corde ferait son apparition longtemps avant la fermeture du blastopore : elle serait représentée d'abord par deux cellules de l'endoderme, siégeant l'une à droite, l'autre à gauche du blastopore, près de l'extrémité postérieure de la larve. Plus tard au lieu d'une il se montrerait à chaque côté du blastopore deux et puis quatre cellules notocordales. Quand le blastopore s'est réduit à n'être plus qu'un petit orifice les deux traînées notocordales primitivement écartées l'une de l'autre se juxtaposeraient en avant de l'orifice, de façon à se confondre en un organe médian. Celui-ci se bifurquerait alors, au niveau du blastopore, en deux branches qui entoureraient le blastopore pour se rejoindre entre elles en arrière de cet orifice.

Il est à peine besoin de dire que nos observations sont en opposition formelle avec la description de Seeliger. Cet auteur a probablement pris pour les premières cellules notocordales les grandes cellules endodermiques auxquelles aboutit en arrière l'ébauche commune du mésoblaste et de la notocorde. Les figures de Seeliger ont été dessinés d'après le vivant. Or les œufs de la Claveline sont très opaques et ne se prêtent pas du tout à l'analyse des détails relatifs à la forme et au groupement des cellules. L'on ne peut réussir à déchiffrer ces jeunes stades qu'en étudiant des larves bien durcies et éclaircies par le baume, après coloration préalable. Il est facile alors de les faire rouler sur le porte objet et d'étudier une même larve sous toutes ses faces après lui avoir donné l'orientation voulue.

Metschnikow et Kowalewsky décrivent, comme ayant la forme d'un fer à cheval, la première ébauche de la corde. Nous pensons qu'ils ont désigné sous ce nom l'ébauche commune et probablement incomplète de la notocorde et du mésoblaste.

XII. Le mésoblaste se développe, comme Metschnikow et Kowalewsky l'ont reconnu les premiers, aux dépens de l'endoderme. Il se constitue de deux moitiés latérales, séparées l'une de l'autre, du côté du dos par la notocorde, du côté du ventre par l'hypoblaste digestif.

En ce qui concerne sa génèse et son évolution l'on peut distinguer, dans le mésoblaste, deux parties : l'une, antérieure, qui se résoud ultérieurement en un mésenchyme; l'autre, postérieure, qui donne naissance aux muscles de la portion caudale du tronc.

La première portion du mésoblaste nait, à la façon du mésoblaste de l'Amphioxus et des entérocéliens en général, sous la forme de diverticules latéraux de l'archenteron. Ces diverticules creux au début et présentant un caractère épithélial manifeste, à la suite d'une multiplication rapide des cellules épithéliales se transforment en ébauches pleines, interposées entre l'épiderme et l'hypoblaste, aux deux côtés du corps. Les cavités de ces diverticules (cavités cœlomiques) qui affectent au début l'apparence de deux gouttières longitudinales, ouvertes dans l'archenteron, s'oblitèrent donc très tôt; mais elles persistent cependant, assez longtemps au point d'origine de ces diverticules, et les ébauches cellulaires du mésoblaste restent en continuité d'une part avec l'ébauche notocordale, d'autre part avec l'ébauche de l'hypoblaste intestinal. La place qu'occupent ces diverticules est la même que celle des sacs cœlomiques chez l'Amphioxus ; les processus génétiques sont identiques de part et d'autre. Les ébauches mésoblastiques, qui sont primitivement en continuité avec la plaque notocordale et avec l'hypoblaste, se séparent secondairement de ces organes, de façon à constituer des formations indépendantes de la notocorde et de l'intestin. Les seules différences avec l'Amphioxus résultent 1° de ce que les cavités cœlomiques s'oblitèrent très tôt chez la Claveline, tandis qu'elles persistent chez l'Amphioxus ; 2° de ce que les diverticules cœlomiques se résolvent, chez l'Amphioxus, en saccules séparés, disposés par paires à droite et à gauche des organes médians, en d'autres termes qu'ils se segmentent, tandis qu'ils ne subissent aucune métamérisation apparente chez la Claveline; 3° de ce que chez l'Amphioxus ces formations cœlomiques conservent, avec leur cavité, leur caractère épithélial, tandis que chez la Claveline ces diverticules cœlomiques se résolvent en cellules arrondies, qui se séparent les unes des autres, se disséminent dans un blastocèle et engendrent un mésenchyme.

La seconde partie du mésoblaste nait, comme la première, des portions latérales, adjacentes à l'ébauche notocordale, de l'endoderme primitif. Elle est la continuation en arrière du diverticule cœlomique qui termine en avant l'ébauche mésoblastique. Mais tandis qu'en avant l'endoderme primitif donne lieu à la formation de diverticules délimités par un épithélium spécial, en arrière la portion mésoblastique de l'endoderme se transforme directement en cellules musculaires. Les plaques musculaires droite et gauche représentent donc en arrière les parois de diverticules cœlomiques largement ouverts dans l'archenteron, au point que les cavités de ces diverticules se confondent avec lui. Les plaques musculaires paraissent se continuer plus spécialement en avant dans cette partie de la paroi du mésoblaste qui est adjacente à la notocorde. De sorte qu'ici, comme chez l'Amphioxus, les cellules mésoblastiques adjacentes à la notocorde se transforment en muscles longitudinaux.

La queue de la Claveline ne présente, à aucun stade du développement, de segmentation bien apparente. Cependant il est éminemment probable qu'il faut considérer la queue des Ascidiens comme une partie métamérisée du tronc. Chez l'Amphioxus, les cellules musculaires du tronc ont la longueur du segment auquel elles correspondent, de sorte que le nombre des cellules musculaires adjacentes à la notocorde, comptées dans le sens de la longueur du corps, est égal au nombre des métamères et vice-versa. Si, ce qui ne nous paraît guère contestable, les plaques musculaires de la queue de la Claveline sont homologues aux plaques musculaires de l'Amphioxus, ici aussi il doit y avoir dans la queue autant de métamères, que l'on compte de cellules musculaires dans la longueur de la queue. La queue de la Claveline se constituerait alors d'un assez grand nombre de segments, 18 au moins.

Cette conclusion se trouve pleinement confirmée par les observations de Langerhans (31) et de Lankester (32) sur les Appendiculaires. Ils ont démontré, en effet, que, chez ces organismes, les couches musculaires de la queue sont formées de segments innervés par des nerfs spinaux, qui naissent par paires des faces latérales de la moelle caudale. Kupffer (33) a vu, chez des larves d'Ascidies simples, les mêmes nerfs spinaux dont il a pu reconnaitre, lui aussi, la disposition segmentaire.

Un mot d'historique sur la genèse du mésoblaste des Tuniciers. — Dans son fameux mémoire de 1871, Kowalevsky démontra que non seulement les cellules constitutives de la corde dorsale, mais aussi celles que Metschnikow (34) le premier reconnut comme étant les ébauches des cellules musculaires de la queue, dérivent du feuillet interne de la Gastrula. Il conclut de la comparaison de l'embryon représenté planche XI, figure 18 et suivantes de son mémoire, avec les stades plus jeunes figurés planche X, figures 10, 11 et 12 et planche XI, figures 13 à 16, à l'origine endodermique de la notocorde et de ce qu'il appelle le feuillet musculaire. Ce dernier se constitue de deux séries latérales de cellules, de deux plaques distinctes, séparées l'une de l'autre, du côté du dos, par l'ébauche de la notocorde, du côté ventral, par les deux rangées de cellules qui continuent en arrière l'intestin antérieur (Vorderdarm). Il conclut en disant : Was die Abstammung des Muskelblattes anlangt so lehrt ein Blick auf die figuren 11, 12, 19 und 22 und deren Erklärung und Beschreibung, dass dasselbe zusammensetzenden Zellen aus den Zellen in Figur 11 kommen und dass sie deshalb eigentlich nur die, im hinteren Theile des Embryo seitlich liegenden Zellen des unteren Blattes sind; dass also das mittlere Blatt unmittelbar aus den Zellen des primitiven unteren Blattes abstammt. Wir finden somit bei dem von uns gleich besprochenen Embryo alle die Keimblätter, welche man bei den Wirbelthiere annimmt und ganz in der entsprechenden Lagerung. „

Seeliger a confirmé les conclusions de Kowalevsky et de Metschnikow, non seulement en ce qui concerne l'origine endodermique du mésoblaste, mais aussi par rapport à la dualité primitive de l'ébauche mésoblastique. Mais pas plus que ses prédécesseurs il n'a reconnu les différences manifestes qui existent, au point de vue de leur génèse, entre les deux parties qu'il y a lieu de distinguer dans ce feuillet. Tout son exposé se ressent du reste de l'erreur qu'il a commise en admettant que l'endoderme vient clore, sous la notocorde, la cavité intestinale. Il n'a pas plus compris la genèse du mésoblaste que celle de la notocorde et il ressort avec évidence de l'examen de ses figures que les coupes qu'il a faites à la main, à travers des larves imparfaitement préparées, ne pouvaient suffire pour trancher la question de la genèse du feuillet moyen. Seeliger n'a pas reconnu la présence des diverticules cœlomiques et il conclut en disant : “ Was nun aber die phyletische Ableitung der seitlichen Mesodermstreifen der Appendicularien und Larven aus paarigen, den Cœlomsäcken der Vertebraten zu homologizirenden Ausstülpungen anbelangt, so muss fest gehalten werden dass dafür, in der ontogenetischen Entwicklungsgeschichte der Ascidien, keine Beweise zu finden sind. „

Il est à peine besoin de faire observer que notre conclusion est précisément le contrepied de celle de Seeliger : la formation phylétique des bandes mésoblastiques aux dépens de diverticules cœlomiques, homologues de ceux de l'Amphioxus et des Vertébrés, se trouve démontrée par l'apparition de semblables diverticules et de deux cavités enterocéliennes dans le cours de l'évolution ontogénique des Clavelines et nous pouvons ajouter des Pérophores, où l'un de nous a constaté en premier lieu l'existence de ces formations. (26)

Les espaces entérocéliens primitifs disparaissent sans laisser de trace et l'épithélium mésoblastique, qui délimitait au début ces cavités, se résoud en un mésenchyme qui envahit le blastocèle. Il importe de ne pas confondre ce dernier et les espaces vasculaires qui en dérivent avec l'enterocèle primitif. Roule (35), pour avoir mal compris la note citée plus haut, a commis cette confusion.

XIII. Le tube digestif de la larve est droit et médian ; il règne dans toute la longueur du corps. Comme Kowalevsky l'a décrit, il se continue en arrière, au début du développement, par un canal neurentérique contournant l'extrémité postérieure de la notocorde, dans le canal médullaire. Plus tard, non seulement le canal neurentérique, mais la portion caudale de l'intestin s'oblitèrent. Néanmoins l'intestin persiste, sous la forme d'un organe rudimentaire, constitué par deux rangées de cellules, dans toute la longueur de la portion caudale du tronc (Kowalevsky). Le tube digestif se constitue, pendant cette première période du développement, de trois portions distinctes. *a/* Une dilatation antérieure que nous appelons *la portion précordale du tube intestinal; b/* une portion rétrécie, mais pourvue d'un cavité et d'une paroi épithéliale complète. Celle-ci est sous-jacente à la notocorde et siège également dans la portion viscérale du tronc. Elle présente, au début, la forme d'un gouttière, ouverte en haut, sa voûte étant interrompue au milieu par la plaque notocordale. Elle se trouve placée entre les diverticules cœlomiques. Sa paroi se complète, après l'occlusion de la gouttière notocordale et la séparation du mésoblaste, aux dépens des cellules hypoblastiques interposées, à droite et à gauche du plan médian, entre la gouttière cordale et les gouttières cœlomiques.

c/ La troisième portion du tube digestif règne dans toute la longueur de la partie caudale du tronc. Elle reste rudimentaire; sa cavité disparaît très tôt; elle est envahie par la notocorde. A aucun stade du développement sa paroi hypoblastique ne se complète sous la notocorde, contrairement à ce qu'affirme et figure Seeliger; elle ne constitue jamais un organe tubulaire délimité par une couche épithéliale propre. Elle n'est représentée que par une double série longitudinale de cellules endodermiques, sous-jacentes à la notocorde et interposées entre les plaques musculaires. Ces cellules représentent le plancher de l'intestin de l'Amphioxus. Dans la queue de la Claveline l'intestin ne dépasse jamais le stade primordial de son développement chez l'Amphioxus.

DEUXIÈME CHAPITRE.

LE CŒUR, LE PÉRICARDE ET LE TUBE ÉPICARDIQUE.

Nous devons à Seeliger les premières observations sur la formation du cœur chez les Ascidiens. Il a étudié la génèse de cet organe chez le bourgeon (36) et, plus tard, chez la larve de la Claveline (30). Il a le premier constaté que la paroi cardiaque et le péricarde procèdent de l'endoderme de la cavité branchiale, aussi bien chez le bourgeon, que chez la larve : la cavité péricardique n'est qu'une portion séparée de la cavité branchiale, communiquant au début avec cette dernière; la cavité cardiaque n'est qu'une partie séparée de ce qu'il appelle la " cavité primaire du corps „ (*primäre Leibeshöhle*). Seeliger admet que l'ébauche commune du péricarde et du cœur nait sous la forme d'un diverticule de la cavité branchiale, en dessous de l'ouverture œsophagienne. Il pense que, chez la larve, ce diverticule n'est que partiellement employé à la formation du péricarde et du cœur : une partie du diverticule se sépare par étranglement sous la forme d'un vésicule close. C'est aux dépens de cette vésicule que se forment le péricarde et le cœur, tandis que le reste du diverticule primitif, sous la forme d'un tube aveugle, s'accroit en arrière et s'étend à un moment donné jusqu'à l'estomac. Seeliger pense que ce tube aveugle s'atrophie plus tard et il ignore totalement la signification de cet organe " über die Bedeutung der Röhre bin ich nicht in der Lage etwas Sicheres mitzutheilen. „ Et plus loin : " während des Larvenlebens scheint dieser entodermale Fortsatz bei den Ascidien rückgebildet zu werden, denn ich konnte ihn weiterhin nie mehr auffinden. „ (30)

Si nos observations nous permettent de confirmer pleinement les conclusions de Seeliger en ce qui concerne l'origine endodermiqne du péricarde et du cœur, tout aussi bien que la communication primitive de la cavité péricardique avec la cavité branchiale, non seulement chez le bourgeon mais aussi chez la larve, nous devons ajouter que le processus évolutif est tout différent de celui que Seeliger a décrit. Seeliger n'a pas vu le début du phénomène; ses figures ne sont nullement conformes à la réalité; le tube dont il admet la disparition, prend au contraire un développement considérable et joue un rôle important dans le phénomène du bourgeonnement. C'est à cet organe que nous avons donné le nom de *tube épicardique* C'est donc à tort que l'un de nous (26) avait exprimé l'opinion que l'ébauche du cœur naitrait, à la façon de l'ébauche sexuelle, d'un amas plein de cellules du mésoblaste, entre lesquelles apparaîtrait une cavité. Il avait tiré cette conclusion de ses observations sur le développement du bourgeon de la Pérophore. Mais cette petite Ascidie sociale se prête très mal à l'étude de la question dont il s'agit. Il apparaît à un moment donné, au contact de la cavité branchiale, un petit amas de cellules claires, qui ressemblent beaucoup aux cellules mésoblastiques ambiantes. Au début il n'est pas possible de reconnaître dans cette formation aucun caractère épithélial.

Les coupes ne nous ont pas donné, chez la Pérophore, de meilleurs résultats que l'examen des bourgeons entiers. Par contre la Claveline se prête admirablement à l'étude du développement du cœur.

Nous ferons connaître nos observations : I sur le développement du cœur et de ses dépendances, chez la larve; II chez le bourgeon ; III sur la structure du cœur chez quelques Tuniciers adultes.

I. Développement du cœur et de ses dépendances chez la larve.

STADE I.

Les figures 2*a*, 2*b*, 2*c*, 2*d*, (pl. IX) représentent une série de coupes transversales successives d'une larve un peu plus jeune que celle qui a été très inexactement figurée par Seeliger planche IV, figure 40, de son mémoire. Ces coupes sont légèrement obliques. Les vésicules dites cloacales sont constituées, mais ne communiquent pas encore avec la cavité branchiale : les fentes branchiales ne sont pas encore ouvertes. Les deux organes de sens pigmentés ont déjà apparu dans la vésicule cérébrale ; le diverticule hypoganglionnaire a pris naissance (fig. 2*a*. *Hyp.*). L'hypoblaste s'est déjà écarté de l'épiderme sur tout le pourtour de la dilatation antérieure du tube digestif (cavité branchiale) et le mésenchyme a envahi l'espace qui est résulté de l'écartement de ces deux feuillets jusqu'ici accolés. A ce stade du développement les ébauches du cœur existent déjà; elles apparaissent à un stade plus reculé du développement. Nous décrivons plus loin la formation de ces premiers rudiments. Le stade, par l'étude duquel nous commençons l'exposé de nos recherches, a totalement échappé à Seeliger. Il existe déjà sous le plancher de la cavité branchiale, vers la limite postérieure de cette cavité, dans la région où elle se continue avec l'œsophage, deux cordons cellulaires adjacents, l'un gauche plus volumineux, l'autre droit de moindre diamètre. A leurs deux extrémités ces cordons se confondent avec l'épithélium hypoblastique du tube digestif. Au contraire, vers le milieu de leur longueur, ils sont très nettement séparés de l'hypoblaste branchial. Le cordon gauche est beaucoup plus volumineux que le droit; il se distingue de ce dernier non seulement par son diamètre beaucoup plus considérable, mais en outre par la présence d'une cavité en forme de fente, autour de laquelle les cellules se disposent en un épithélium cylindrique bien caractérisé (fig. 2*b* et 2*c*).

STADE II.

Les figures 3*a* à 3*e* représentent une série de coupes transversales successives d'une larve plus âgée, chez laquelle les vésicules dites cloacales communiquent déjà, par deux orifices distincts, avec la cavité branchiale. L'on trouve, sous l'œsophage, le même organe, formé par deux cylindres accolés l'un à l'autre, que nous avons reconnus au stade précédent. A leur extrémité antérieure les deux cylindres se confondent avec l'épithélium hypoblastique du plancher de la cavité branchiale, immédiatement en avant et en dessous du point où cette cavité se continue dans l'œsophage (fig. 3*a*). La coupe suivante montre les deux cylindres nettement séparés de l'hypoblaste intestinal; mais ils sont adjacents à cet épithélium. Dans chacun d'eux se voit une lumière et, autour des orifices, les parois des deux organes cylindriques affectent l'apparence d'un épithélium. Celui de gauche est notablement plus volumineux que le droit (fig. 3*b*). La figure suivante (fig. 3*c*) montre les deux cylindres non-seulement soudés entre eux, mais en partie confondus en un organe unique. Les cavités des deux organes communiquent entre elles, et, si l'on en était réduit à l'examen de cette seule coupe, l'on pourrait hésiter à se prononcer sur la question de la dualité de l'ébauche dont il s'agit. Il n'existe en effet, dans l'ensemble de l'organe, qu'une cavité unique en forme de bissac et l'organe lui-même, étranglé à son milieu, affecte l'apparence d'un 8 couché. Entre l'organe et l'œsophage se voit un espace assez étendu, occupé par des globules sanguins.

La figure suivante (fig. 3*d*) rappelle beaucoup la seconde, sauf que le cylindre droit ne présente aucune lumière et que les deux cylindres adjacents se trouvent assez éloignés du tube digestif (œsophage).

Enfin la coupe représentée figure 3*e*, la dernière qui intéresse l'ébauche cardiaque, montre l'extrémité postérieure pleine du cylindre gauche. L'extrémité postérieure du cylindre droit se trouvait sur une coupe intermédiaire, entre celle que nous avons représentée, figure 3*d* (la 17ᵉ de la série) et celle qui a été figurée figure 3*e* (la 19ᵉ de la série).

Tandis que dans les coupes 16 (fig. 3*c*) 17 (fig. 3*d*) et 18 l'ébauche cardiaque se trouvait assez éloignée de l'œsophage, de nombreux globules sanguins étant interposés entre les deux organes, dans la dernière coupe intéressant le cœur, l'ébauche cardiaque se trouvait immédiatement adjacente à l'épithélium de l'œsophage.

Nous avons obtenu des séries complètes de coupes transversales de larves se rapportant aux stades que nous venons de décrire ou à des stades intermédiaires. Dans toutes ces larves les cylindres cardiaques étaient inégaux, le droit étant toujours moins volumineux que le gauche (pl. XVI, fig. 2*a*). Dans toutes aussi nous avons trouvé une fusion entre les ébauches cardiaques et l'hypoblaste aux extrémités antérieures des deux cylindres. Quant aux extrémités postérieures des cordons, elles étaient soudées à la paroi œsophagienne dans les plus jeunes stades, adjacentes à l'œsophage dans les phases plus avancées.

Les cavités qui apparaissent vers le milieu de la longueur des cylindres cardiaques d'abord pleins, sont d'abord complètement séparées de la cavité branchiale et sont aussi séparées l'une de l'autre.

STADE III.

Larve pourvue de quatre orifices stigmatiques de chaque côté. Les figures 4*a*, 4*b*, 4*c*, 4*d*, 4*e* représentent cinq coupes d'une semblable larve.

La figure 4*a* n'intéresse pas l'ébauche cardiaque. On voit le sac branchial communiquer avec les cavités péribranchiales à droite par deux fentes, à gauche par une fente unique. La coupe n'est pas parfaitement transversale. Au plancher du sac branchial se voit la gouttière hypobranchiale coupée en travers.

La coupe suivante, figure 4*b*, a passé par le fond de la gouttière hypobranchiale *G. H.* et a coupé obliquement le fond du sac branchial. L'épithélium n'est pas coupé perpendiculairement à sa surface, mais obliquement, tout au moins sur les côtés.

La figure 4*c*, qui représente la coupe suivante, montre clairement que la cavité branchiale se continue en arrière dans trois canaux distincts, un médian et supérieur, deux latéraux et inférieurs. Le canal médian est l'œsophage; les deux inférieurs sont les deux tubes épicardiques. Il est clair que ces derniers s'ouvrent dans le sac branchial, à sa face postérieure, entre l'extrémité de la gouttière hypobranchiale et l'entrée de l'œsophage.

Les figures suivantes montrent nettement que les deux tubes, distincts à leur origine, s'ouvrent en bas dans une cavité unique qui établit une large communication entre les deux tubes. Cette cavité médiane, délimitée par un épithélium assez mince, formé de cellules plates peu distinctes et pourvues de petits noyaux se colorant vivement en rouge, c'est la cavité péricardique future. La voûte concave de cette cavité péricardique va donner naissance à la paroi du cœur ou, si l'on veut, au feuillet viscéral du péricarde; son plancher convexe va devenir le feuillet pariétal du péricarde. La cavité, dans laquelle se voient quelques globules sanguins et qui se trouve délimitée sur les côtés par les tubes épicardiques, en dessous par la paroi cardiaque, c'est la cavité du cœur futur.

La cavité péricardique communique avec les deux tubes épicardiques et, par l'intermédiaire de ces derniers, avec la cavité branchiale. Il ressort clairement de l'examen des figures 4*a* à 4*e*, qu'à ce stade, il y a continuité entre l'épithélium péricardique, dont une partie devient la paroi cardiaque, et l'hypoblaste branchial, par l'intermédiaire des deux tubes épicardiques.

La figure 4*e* montre la coupe du sac péricardique, la gouttière (cavité) cardiaque et les fonds des deux tubes épicardiques coupés tangentiellement.

STADE IV.

(Pl. X, fig. 1*a* à 1*g*). Larve en voie de transformation. La queue n'est plus visible à l'extérieur; mais on trouve encore, dans l'intérieur de la larve, les résidus des organes larvaires, (organes de sens pigmentés, corde dorsale, muscles de la queue, etc.), qui s'atrophient, lorsque la larve subit sa transformation. La larve dont proviennent les coupes que nous avons représentées planche X, figures 1*a* à 1*g*, était à peu près au même stade de développement que celle que nous avons figurée dans notre mémoire sur le système nerveux, (28) planche XIX, figure 37.

La figure 1*a* montre une coupe du sac branchial, près de l'extrémité postérieure de l'endostyle, et tout près de l'entrée de l'œsophage. La cavité branchiale est très développée dans le sens transversal. *œ.* œsophage, *g. h.* gouttière hypobranchiale, *c. b.* cavité branchiale, *i.* intestin.

La figure 1*b* représente la coupe 3, la coupe représentée figure 1, portant le numéro 1. Cette figure a à peine besoin d'être expliquée : on y voit les mêmes organes que dans la figure 1. A gauche, au voisinage du sac branchial se voit une masse pigmentaire provenant du bouton pigmenté de la vésicule cérébrale dégénérée.

La figure 1*c* représente la coupe 5. Elle montre en *g. h.* le fond de la gouttière hypobranchiale; en *œ* l'œsophage. Au plancher de l'œsophage *œ* sont fixés deux tubes l'un à droite, l'autre à gauche; ce sont les tubes épicardiques.

La figure 1*d* représente la coupe 6. Les tubes épicardiques sont complètement indépendants de l'œsophage. A gauche se voit une nouvelle masse pigmentée, un reste de la cupule pigmentée (œil) de la vésicule cérébrale dégénérée; les restes dissociés de la vésicule ont été amenés çà et là par le torrent circulatoire.

Les coupes 7, 8 et 9 de la série sont semblables à la précédente. On remarque cependant que les deux tubes épicardiques se rapprochent l'un de l'autre.

La figure 1*e* représente la coupe 10. Les deux tubes épicardiques se sont confondus en un seul que nous appellerons *cul de sac épicardique*. En poursuivant la série des coupes d'avant en arrière l'on constate, en effet que cette cavité se termine en cul de sac.

La série des coupes 11 à 21 ressemblent à la coupe 10. Toutes montrent la section transversale du cul de sac épicardique, dont le diamètre transversal et vertical diminuent très légèrement d'avant en arrière.

Coupe 21. Sous le tube épicardique l'on voit l'extrémité antérieure du sac péricardique.

Coupe 22 (fig. 1*f*). La coupe transversale du péricarde a la forme d'un croissant à peu près fermé; la paroi cardiaque (feuillet viscéral du péricarde) répond au bord concave du croissant; le feuillet pariétal du péricarde à son bord convexe. La cavité cardiaque renferme des globules sanguins, la cavité péricardique un liquide clair et hyalin, sans trace d'éléments figurés; il en est de même des tubes épicardiques et du cul de sac épicardique. La cavité cardiaque serait ouverte en haut, n'était que le péricarde est accolé au cul de sac épicardique, de telle sorte que le plancher de ce dernier organe vient compléter la voute de la cavité cardiaque. Il se fait ainsi que la cavité du cœur est un tube fermé, sauf à ces deux extrémités, où il communique par un large orifice avec des espaces vasculaires. L'orifice antérieur du cœur se voyait très distinctement dans la coupe 21, où il se présentait sous une forme semblable à celle que nous avons représentée planche XI, figure 8.

Les coupes 23 à 31 sont semblables à la coupe 22, représentée figure 1*f*, avec cette seule différence, que le plancher et la voûte du tube épicardique se rapprochent de plus en plus l'un de l'autre, puis s'accolent et se confondent en une lame cellulaire, qui parait constituée par une couche unique de cellules plates. Il est certain qu'en réalité elle est formée de deux assises cellulaires accolées. Cette lame se réduit, dans la coupe 32, à une mince cloison insérée entre les deux cornes du croissant péricardique (fig. 1*g*).

Les coupes du péricarde se retrouvent sur les coupes 33 à 36. Les dernières montrent le croissant ouvert supérieurement. A son extrémité postérieure la cavité cardiaque débouche, par un large orifice, dans les espaces vasculaires du mésenchyme. La cavité péricardique se termine en cul de sac.

Ainsi donc, à ce stade, la cavité péricardique constitue un sac clos, sous jacent à l'organe épicardique, mais sans communication avec lui. Le cœur formé par le feuillet viscéral du péricarde présente une cavité tubulaire ouverte à ses deux bouts, dans laquelle circule le sang.

L'organe épicardique se constitue d'une cavité terminée en cul de sac en arrière, se bifurquant en avant en deux branches qui s'ouvrent l'une et l'autre, par des orifices distincts, dans le sac branchial. La paroi épicardique est formée par un épithélium plat, qui se continue, au niveau des orifices épicardiques, avec l'épithélium branchial. Ces orifices se trouvent placés entre l'entrée de l'œsophage et l'extrémité postérieure de la gouttière hypobranchiale, à droite et à gauche de la ligne médiane.

Avant de tirer des conclusions de l'étude que nous venons de faire, il nous reste à rendre compte de nos observations relatives à l'origine première des cylindres épithéliaux, aux dépens desquels se développent l'organe épicardique et le péricarde.

Pour voir les premières indications de ces organes il faut remonter jusqu'à un stade assez reculé du développement. C'est chez des larves montrant les premiers indices des vésicules cloacales futures, sous la forme de deux épaississements de l'épiderme, chez lesquelles l'hypoblaste de la dilatation antérieure du tube digestif est encore accolé à l'épiderme, chez lesquelles aucune trace de pigment n'a encore apparu dans la vésicule cérébrale, que l'on doit rechercher les premiers rudiments des formations cardiaques. Dans ces larves les deux bandes mésoblastiques sont encore formées en avant de cellules polyédriques pressées les unes contre les autres et toutes réunies en deux amas latéro-dorsaux siègeant, l'un à droite, l'autre à gauche, du système nerveux central, du côté du dos de l'embryon, à peu près comme nous l'avons figuré pour un stade un peu plus jeune, planche VIII, figure 5*d* à 5*f* et aussi même planche, figure 5*a*. Si l'on examine des coupes transversales de semblables larves, faites au niveau des ébauches cloacales (pl. IX, fig. 1), l'on remarque que l'hypoblaste digestif présente, du côté de la face ventrale de l'embryon, deux bourrelets cellulaires d'un caractère tout particulier (fig. 1, *p. c.*). L'on constate l'existence, sur 3 ou 4 coupes successives, de deux bandes épithéliales, courant parallèlement l'une à l'autre, et formées toutes deux de quelques cellules hypoblastiques se colorant fortement en rose. Tandis que toutes les cellules du reste de l'hypoblaste ont leurs noyaux situés au voisinage de la cavité digestive, les cellules qui constituent ces bandes ont leurs noyaux situés au milieu du corps cellulaire. Ces cellules ne contribuent plus d'ailleurs à délimiter la cavité digestive; elles forment ensemble deux cordons qui, quoique engagés à la façon de coins, dans l'épaisseur de l'hypoblaste, tendent à s'interposer entre l'hypoblaste et l'épiderme.

Il ne peut y avoir le moindre doute quant à l'origine de ces ébauches. Les *cylindres procardiques*, c'est le nom que nous donnerons à ces formations, sont au début deux cordons cellulaires pleins, qui se détachent de l'hypoblaste, au plancher du futur sac branchial.

Nous fondant sur l'ensemble des faits acquis dans l'étude objective que nous avons faite d'une série de larves de plus en plus développées, nous exposerons maintenant, à un point de vue synthétique, l'histoire de l'évolution des organes cardiaques chez la Claveline.

Mais avant de faire cet exposé, il importe de s'entendre sur la signification de quelques termes. Le *cœur* des Ascidiens adultes est un organe tubulaire, ouvert à ses deux bouts, présentant une paroi musculaire fort mince, la paroi cardiaque, et une cavité que nous désignons sous le nom de “ *cavité du cœur ou cavité cardiaque.* „ Ce tube cardiaque est inscrit dans un autre tube membraneux, dont la paroi est constituée par un simple épithélium plat; on donne à ce dernier le nom de péricarde et on appelle *cavité péricardique* l'espace, rempli d'un liquide clair homogène et hyalin, qui siège entre le tube cardiaque et le péricarde. Chez l'adulte, la cavité péricardique est fermée de toutes parts et ne communique avec aucune autre cavité du corps, ce qui dépend de ce que la paroi cardiaque se continue avec le péricarde le long d'une ligne longitudinale, sorte de suture, que nous appellerons le *raphé cardiaque.* En fait paroi cardiaque et membrane péricardique constituent une seule et même formation : elles forment ensemble un sac clos, une vésicule allongée, aplatie et incurvée de telle sorte que la section transversale de la vésicule ait l'apparence générale d'un croissant. Les cornes du croissant arrivent tout près l'une de l'autre et entre elles règne le raphé cardiaque.

La cavité cardiaque résulte de l'introflexion ou de l'invagination d'une partie de la paroi du sac péricardique; celui-ci est un sac clos, et la cavité du cœur est délimitée par la paroi invaginée du sac. Le cœur ou paroi cardiaque d'une part, le péricarde proprement dit de l'autre, sont des parties distinctes d'un seul et même organe vésiculeux. Ce sac peut-être utilement comparé au péricarde d'un Vertébré : ce que l'on appelle le cœur d'un Tunicier c'est le feuillet viscéral du sac péricardique; le péricarde proprement dit, c'est le feuillet pariétal du péricarde. N'était l'absence d'un endothélium vasculaire délimitant immédiatement la cavité cardiaque, le cœur d'une Ascidie serait absolument comparable au cœur d'un embryon de Vertébré : chez un Vertébré en effet, deux couches cellulaires interviennent dans la formation de la paroi du cœur : un endothélium vasculaire et un épithélium mésoblastique. Tout le myocarde dérive de la couche splanchnique du mésoblaste, entourant le vaisseau cardiaque de l'embryon, et cette couche, dont le caractère épithélial est manifeste, au début du développement, n'est autre chose que le feuillet viscéral du péricarde embryonnaire. Chez la Claveline, le feuillet viscéral du péricarde donne naissance, lui aussi, à une couche musculaire; nous en ferons l'étude plus loin. C'est à ce feuillet viscéral du péricarde, celui qui délimite la cavité cardiaque que l'on donne, chez les Ascidiens, le nom de paroi cardiaque. En fait, dans la paroi du cœur d'une Ascidie on peut distinguer, comme chez les Vertébrés, une couche musculaire ou myocarde et un ectocarde ou feuillet viscéral proprement dit du péricarde. Ce qui fait défaut, dans le cœur des Ascidiens, c'est un endothélium vasculaire, un endocarde. Mais il est à remarquer que les vaisseaux sanguins, pas plus que la cavité cardiaque, ne présentent aucune trace d'endothélium, tout au moins chez certaines formes (Claveline, Pérophore).

De part et d'autre, chez un Vertébré comme chez un Ascidien, le cœur est un vaisseau cardiaque entouré par un feuillet péricardique embryonnaire qui se résoud, dans le cours du développement, en un myocarde et un ectocarde. Le cœur ainsi constitué siège dans une cavité péricardique close, délimitée extérieurement par un feuillet pariétal. Chez les Vertébrés le vaisseau cardiaque présente, comme tous les autres vaisseaux, une paroi endothéliale; chez les Clavelines le vaisseau cardiaque présente les mêmes caractères que tous les autres vaisseaux du corps; il est dépourvu d'endothélium vasculaire.

Au sac péricardique constitué de deux parties, le cœur et le péricarde proprement dit, se rattache, chez la Claveline, et probablement chez tous les Tuniciers, un autre organe que nous appelons l'épicarde. L'épicarde constitue, chez la larve de la Claveline après sa transformation et chez l'Ascidie fixée, un tube aveugle bifurqué en avant et s'ouvrant, par deux orifices distincts, l'un droit, l'autre gauche, dans la cavité branchiale, entre l'entrée de l'œsophage et l'extrémité postérieure de la gouttière hypobranchiale. L'épicarde comprend donc : un cul de sac épicardique, deux tubes épicardiques et deux orifices épicardiques. Les cavités de l'épicarde sont délimitées par un épithélium plat qui, au niveau des orifices, se continue avec l'épithélium du sac branchial. Le cul de sac épicardique, aussi bien que les tubes, sont aplatis de bas en haut. En arrière la cavité du cul de sac se réduit à une fente horizontale ; puis, par suite de l'accolement des épithéliums plats formant l'un le plancher l'autre la voûte du cul de sac épicardique, l'organe se réduit à une lame cellulaire horizontale. Cette lame, qui dans la larve représentée planche X, figures 1*a* à 1*g*, n'atteint pas l'extrémité postérieure du cœur, s'accroit de plus en plus vers l'arrière ; bientôt elle dépasse le cœur, pénètre dans le stolon, s'allonge avec lui, se bifurque avec lui, s'engage dans ses branches collatérales et jusques dans les bourgeons qui naissent de ces branches. C'est cette lame épicardique, depuis longtemps décrite chez la Pérophore, qui, chez cette espèce comme chez la Claveline, constitue dans le stolon une sorte de cloison membraneuse subdivisant en deux moitiés la cavité des stolons et de leurs branches. C'est encore aux dépens de cette lame, comme Kowalevsky l'a démontré en premier lieu, que nait la vésicule interne des bourgeons de la Pérophore ; il en est de même chez la Claveline. Loin de disparaître dans le cours de l'évolution, comme le pense Seeliger, l'organe épicardique joue un rôle capital dans le phénomène du bourgeonnement. Kowalevsky a le premier bien décrit cette cloison médiane des stolons chez la Pérophore (22) ; c'est lui qui a montré qu'elle se constitue de deux lames cellulaires accolées ; c'est lui qui a reconnu le premier que la cavité délimitée par ces lames cellulaires s'ouvre dans le sac branchial, entre le fond de l'endostyle et l'entrée de l'œsophage. Seulement il n'a pas connu l'existence des deux orifices de communication et il n'a pas vu que, par son développement, cet organe se rattache étroitement au sac péricardique. Plusieurs auteurs récents et Della Valle (37) en particulier ont totalement méconnu ces données anatomiques.

L'on sait depuis longtemps que, dans les stolons des Ascidies sociales, il existe deux courants sanguins inverses, l'un centripède, l'autre centrifuge. Ces deux courants sont séparés l'un de l'autre par la lame épicardique (cloison stoloniale) et comme cette dernière n'atteint jamais l'extrémité même du stolon, le courant centrifuge arrivé près de cette extrémité, contourne le bord de la lame épicardique et se continue dans le courant centripète.

Le cœur est toujours placé immédiatement sous le cul de sac épicardique et accolé à ce dernier. Le plancher de l'épicarde est intimement uni au péricarde, aux deux côtés du raphé cardiaque, de telle sorte que la paroi cellulaire qui forme le plancher de l'épicarde ferme supérieurement la gouttière cardiaque et constitue à proprement parler le raphé du cœur. N'était la présence de l'épicarde, le vaisseau cardiaque présenterait dans toute sa longueur une fente ouverte. C'est ainsi que l'épicarde est organiquement lié au péricarde et au cœur. Il joue aussi un rôle important dans la régulation du courant sanguin. Quand le cœur se contracte d'arrière en avant, il sort de son orifice antérieur un courant qui se dirige d'arrière en avant sous l'épicarde et se continue sous la gouttière hypobranchiale. C'est ce courant, ce vaisseau, si l'on peut ainsi parler, qui répond à l'artère branchiale primaire des Vertébrés, le cœur occupant la même position et affectant les mêmes rapports chez les Tuniciers que chez les Vertébrés.

Le sang passe, de ce vaisseau ventral médian, sur les faces latérales du sac branchial, pour gagner la ligne médio dorsale. Là il donne lieu à un courant antéro-postérieur médian, à un vaisseau dorsal, qui se porte d'avant en arrière, au-dessus du sac branchial, de l'œsophage et de l'estomac. Il est homologue au courant aortique des Vertébrés. Il règne donc au-dessus de l'épicarde qui lui même est sous-jacent à l'œsophage. Quand, ce qui ne tarde pas à se produire, chez la Claveline, la lame épicardique dépasse en arrière le cul de sac de l'estomac, ce courant pour arriver à l'orifice postérieur du tube cardiaque doit contourner le bord postérieur libre de la lame épicardique. Quand, aux dépens du pied de la jeune Claveline fixée, s'est développé un tube stolonial, la lame épicardique s'est étendue jusques près de l'extrémité du stolon. C'est donc en ce point que se fera alors la réflexion du courant dorsal ou sus-épicardique dans le courant ventral ou sous-épicardique.

Chez les Ascidies simples, au lieu d'un stolon il se produit des espaces stoloniaux dans l'épaisseur de la tunique externe. Ces espaces, à tort désignés sous le nom de vaisseaux du test, sont constitués comme le stolon des Ascidies sociales. Chaque espace tubulaire, délimité par l'épiderme, est divisé par une cloison membraneuse, homologue à la lame épicardique des Clavelines et des Pérophores, en deux vaisseaux sanguins, l'un centripète, l'autre centrifuge.

L'épicarde, en séparant l'un de l'autre les deux courants principaux des Ascidiens, le courant postéro-antérieur, ventral, hypobranchial ou sous-épicardique, du courant antéro-postérieur, aortique, ou sus-épicardique, joue donc un rôle important dans la régularisation du torrent circulatoire.

Les deux formations, dont nous venons de parler, le péricarde et l'épicarde se rattachent donc intimement l'une à l'autre tant, au point de vue anatomique, qu'au point de vue physiologique. Elles se lient aussi l'une à l'autre par leur génèse. Le péricarde, dont une partie constitue le tube cardiaque, et l'épicarde naissent d'une même ébauche et constituent des parties différentiées d'une même formation embryonnaire que nous désignons sous le nom de procarde.

Le procarde se constitue de deux portions latérales non-seulement distinctes, mais séparées l'une de l'autre, de deux bourrelets procardiques, qui naissent l'un et l'autre de l'hypoblaste, au plancher de la cavité branchiale, vers la limite entre le sac branchial et l'œsophage. Ces deux bourrelets cellulaires pleins d'abord, adhérents à l'hypoblaste dont ils proviennent, s'en détachent bientôt vers le milieu de leur longueur, puis à leur extrémité postérieure; ils constituent alors deux cylindres procardiques, fixés seulement par leur extrémité antérieure.

Ces cylindres, sous-jacents à l'œsophage, s'accolent l'un à l'autre dans la plus grande partie de leur longueur; ils restent seulement écartés près de leur insertion à la paroi du sac branchial, entre le fond de la gouttière hypobranchiale et l'entrée de l'œsophage. Les deux cylindres sont toujours d'inégales dimensions : le gauche est toujours plus volumineux que le droit.

Bientôt une cavité apparait dans chacun des organes, et presqu'aussitôt après, les deux cylindres s'étant soudés entr'eux, les deux cavités se mettent en communication l'une avec l'autre. Les portions terminales des cylindres soudés entre eux donnent ainsi naissance à une vésicule unique, dont la cavité est délimitée par un épithélium formé d'une assise unique de cellules. Cette vésicule se rattache à l'hypoblaste branchial par deux cordons pleins, les restes des deux cylindres procardiques. Mais bientôt ces cordons s'excavent à leur tour; il en résulte la formation de deux tubes ou canaux par lesquels la cavité de la vésicule se met en communication avec la cavité branchiale. La vésicule terminale constitue l'ébauche du sac péricardique; les deux tubes qui le rattachent au sac branchial sont les premiers rudiments de l'épicarde.

La vésicule présente son plus grand diamètre dans le sens transversal; son diamètre vertical est beaucoup moindre. Son plancher, qui regarde la face ventrale de la larve, est convexe; sa voûte présente une concavité bien marquée du côté de l'œsophage. Cette concavité est le premier indice de la cavité cardiaque. C'est en effet la voûte incurvée de la vésicule qui devient la paroi du cœur; son plancher donne naissance au péricarde proprement dit.

A ce moment l'ébauche commune du péricarde et de l'épicarde affecte l'apparence non pas d'un diverticule unique, mais d'un double diverticule partant du fond du sac branchial. L'hypoblaste se continue dans la paroi de ces deux culs de sacs, confondus, à leur extrémité, en une cavité unique.

Au stade suivant le sac péricardique se sépare par étranglement des deux tubes qui mettaient sa cavité en communication avec la cavité branchiale; à partir de ce moment il constitue un sac clos dont la section transversale a la forme d'un croissant.

Déjà avant le moment où la séparation s'accomplit, les deux tubes épicardiques se sont distendus, en deça des étranglements qui vont les séparer du sac péricardique. Les deux tubes s'accolent et puis se soudent entre eux, au niveau de ces dilatations. Il en résulte la formation, au dessus du sac péricardique, d'une nouvelle vésicule, dont le plancher ferme supérieurement la cavité du cœur et qui reste en communication par deux orifices avec le sac branchial. Cette nouvelle vésicule c'est le cul de sac épicardique. Dès ce moment se trouvent réalisés les organes qui persisteront, en se modifiant seulement dans leur forme et dans leurs dimensions, pendant toute la durée de la vie.

Le sac péricardique s'allonge dans le sens antéro-postérieur et donne naissance à deux demi-tubes emboités l'un dans l'autre : le cœur et le péricarde proprement dit. Les cornes du croissant, que l'on voit à la coupe transversale du sac, se rapprochent l'une de l'autre et par là la largeur du raphé cardiaque diminue; le feuillet viscéral du sac, constituant la paroi du cœur, donne naissance, en se différentiant, au myocarde et à l'ectocarde. La paroi cardiaque et le péricarde proprement dit restent en continuité l'un avec l'autre le long du raphé.

En même temps l'épicarde s'allonge considérablement; le cul de sac terminal transformé en une longue cavité aplatie de haut en bas conserve avec le cœur ses rapports primitifs. Les deux embouchures du cul de sac s'allongent également; elles continuent à s'ouvrir dans le sac branchial. Le cul de sac épicardique, en se développant d'avant en arrière, entraîne avec lui le cœur; celui-ci gagne la face ventrale de l'estomac, après avoir siégé au début sous l'œsophage. Le cul de sac épicardique, réduit à une double lame cellulaire dépasse en arrière le sac péricardique; il s'engage dans le pied de la Claveline fixée, puis dans les stolons qui en partent, séparant partout le courant aortique ou sus-épicardique du courant branchial ou sous-épicardique.

Le mode de développement du procarde indique clairement que nous avons affaire ici à un processus cœnogénétique : comme cela se présente si fréquemment en embryogénie, une ébauche cellulaire pleine et massive se développe là où primitivement se produisait une invagination. Il résulte clairement de toute l'étude que nous venons de faire, que les cavités péricardique et épicardique, de par leur origine, sont des dépendances de la cavité branchiale. Le cœur, le péricarde et l'épicarde se développent aux dépens de l'hypoblaste branchial.

Ce qui n'est pas moins remarquable, c'est l'existence de deux ébauches distinctes, contribuant concurremment à la génèse des organes cardiaques. Nous voyons se reproduire, chez les Ascidiens, le fait bien connu de la dualité originelle du cœur des Vertébrés supérieurs. De même que les autres organes médians, le système nerveux et la notocorde, le sac péricardique et par conséquent le cœur de la Claveline se développent aux dépens de deux ébauches, l'une droite, l'autre gauche, procédant probablement l'une du premier blastomère droit, l'autre du premier blastomère gauche. Ce qui est remarquable ici c'est l'inégalité des deux ébauches procardiques : nous avons toujours trouvé que l'ébauche droite est moins volumineuse que celle de gauche.

II. Développement du Cœur et de ses dépendances chez le Bourgeon.

Nous n'avons pas l'intention de faire ici l'histoire complète du développement du bourgeon chez la Claveline.

Il existe deux travaux sur le bourgeonnement chez les Ascidies sociales. L'un, le plus ancien des deux, a eu pour objet la *Perophora Listeri*. C'est le mémoire bien connu de Kowalevsky (22). Nous avons refait après lui le développement du bourgeon de la Pérophore de Naples. Des bourgeons de tout âge ont été débités en coupes transversales et longitudinales et, en tout ce qui concerne les premières phases du développement, nous n'avons pu que confirmer point par point les données fournies par l'éminent naturaliste russe, sans avoir rien à ajouter, rien à rectifier à son excellente description. Nous sommes arrivés à des résultats différents en ce qui concerne l'évolution de l'appareil génital ; nous n'avons pas pu nous édifier complètement sur l'histoire du cœur et du système nerveux; mais sur tous les autres points, notamment en ce qui concerne l'origine et le mode de formation de la vésicule interne, des cavités péribranchiales et du tube digestif, nous ne pourrions que répéter ce que Kowalevsky a si parfaitement observé et si excellemment décrit.

Un second mémoire, portant cette fois sur le bourgeonnement chez la Claveline a été fourni par Seeliger (36). Sur bien des points les conclusions de cet auteur s'écartent considérablement des résultats de Kowalevsky. A en croire Seeliger le développement du bourgeon de la Claveline différerait notablement de celui de la Pérophore.

En est-il réellement ainsi? nous ne le pensons pas. Tout ce que nous avons vu du développement du bourgeon de la Claveline est conforme à ce qui se passe chez la Pérophore, à de petites différences de détails près. Seeliger se trompe quand il dit que la vésicule interne se sépare très tôt de la cloison stoloniale, dont il ignore d'ailleurs les rapports avec l'individu agame. Cette séparation ne se produit à aucun stade du développement. Il fait erreur aussi quand il annonce que la vésicule interne se subdivise en deux parties dont l'une constituerait l'ébauche du tube digestif, l'autre le premier rudiment de la cavité péribranchiale. Chez la Claveline, comme chez la Pérophore, la vésicule interne primitive se divise non pas en deux vésicules secondaires, dont l'une serait ventrale, l'autre dorsale, mais bien en trois vésicules, l'une médiane et symétrique, qui devient le sac branchial et donne naissance à tout le tube digestif, les deux autres latérales. Ces dernières, qui se séparent de plus en plus complètement de la vésicule médiane, avec laquelle elles communiquent largement pendant toute la première période du développement, constituent les cavités péribranchiales et ne se mettent que très tard en communication l'une avec l'autre, au-dessus du sac branchial. Seeliger a pris pour un diverticule du sac branchial engendrant le péricarde et le cœur une partie de la cloison stoloniale (lame épicardique), dilatée en un large espace en deçà de la vésicule interne proprement dite; le cœur se forme non pas aux dépens de cette dernière, mais bien aux dépens du pédicule de la vésicule interne. Seeliger admet que le cul de sac, qu'il considère comme l'ébauche du cœur et qui n'est en réalité que l'épicarde du bourgeon, se sépare complètement du sac branchial; cette séparation ne se produit jamais; l'épicarde est un organe permanent qui reste en communication avec la cavité branchiale pendant toute la durée de l'existence du bourgeon.

Pour arriver à se faire une opinion sur ces différents points il n'est pas nécessaire de retracer toute l'histoire du développement du bourgeon. Nous avons représenté planche XI, figures 1 à 12, une série de coupes transversales d'un jeune bourgeon. Nous allons décrire ces coupes.

La figure 1 représente la neuvième coupe de la série. Au milieu se voit le sac branchial, qui montre du côté de la face ventrale la gouttière hypobranchiale. A droite et à gauche se voient les coupes de deux vésicules aplaties, interposées entre l'hypoblaste branchial et l'épiderme. Ces vésicules s'étendent dans la partie dorsale du bourgeon et leurs extrémités supérieures s'insinuent partiellement entre l'épiderme et un organe médio-dorsal, qui présente, à la coupe, une cavité en forme de fente. Les deux vésicules latérales sont les cavités péribranchiales; l'organe médio-dorsal est le système nerveux. Entre les lames épithéliales constituant les parois de ces différents organes entre l'hypoblaste branchial et l'épithélium péribranchial, entre celui-ci et l'épiderme, entre la gouttière hypobranchiale et l'épiderme se voient des cellules mésoblastiques, les unes arrondies, d'autres fusiformes ou étoilées.

Le système nerveux est non seulement sous-jacent mais adjacent à l'épiderme. Nous n'insisterons pas ici sur les particularités que présente la paroi du système nerveux.

Les coupes précédentes, la 8^e et la 7^e sont très semblables à celle que nous venons de décrire; elles montrent, comme cette dernière, les deux cavités péribranchiales séparées entre elles par le système nerveux et le sac branchial.

La 6^{e} montre les extrémités antérieures terminées en culs de sac des deux cavités péribranchiales.

La 5^{e} ne présente plus de traces de ces vésicules latérales.

Les coupes 10 et 11 sont aussi semblables à la 9^{e}; seulement les vésicules latérales descendent plus bas.

La 12^{e} (fig. 2) montre à droite du système nerveux l'extrémité aveugle de l'intestin, accolée à la cavité péribranchiale. Il est à remarquer que la position réelle des organes est inverse. La moitié droite dans toute cette série de figures représente la moitié gauche du corps et vice versa, ce qui dépend de ce que les coupes faites au microtome, d'avant en arrière n'ont pas été retournées sur le porte-objet.

La 14^{e} coupe (fig. 3) montre la cavité péribranchiale, à gauche, sous la forme d'un diverticule de la cavité branchiale. Les coupes étant légèrement obliques, à droite la cavité apparait encore sous la forme d'une vésicule close, séparée du sac branchial. En *Int.* se voit la coupe transversale de l'intestin.

La 15^{e} coupe (fig. 4) montre à droite la communication entre la cavité péribranchiale, et le sac branchial. L'examen de la série des coupes 6 à 15 démontre clairement qu'à ce stade du développement il existe encore deux cavités péribranchiales distinctes, complètement séparées l'une de l'autre. Elles communiquent toutes deux, par un large orifice, avec le sac branchial. Elles constituent deux diverticules du sac branchial dirigés de bas en haut et d'arrière en avant.

Les coupes 16 à 21 sont semblables à la coupe 15, avec cette seule différence, qu'elles ne montrent plus aucune trace des diverticules péribranchiaux. La cavité branchiale y est plus étendue que dans les coupes précédentes et le système nerveux apparait dans toutes ces coupes, sous la forme d'une plaque cellulaire adjacente à la face interne de l'épiblaste.

La coupe 21 montre l'entrée de l'œsophage sous la forme d'une gouttière s'ouvrant dans la cavité branchiale. A la place occupée dans les coupes précédentes par la gouttière hypobranchiale, se voit un repli de la paroi, saillant dans la cavité branchiale; il en résulte que la coupe transversale de cette cavité prend la forme d'un bissac.

Coupe 22. (fig. 5) La cavité branchiale se montre divisée en deux cavités distinctes, situées l'une dans la moitié droite, l'autre dans la moitié gauche du corps. La plaque nerveuse permet encore de reconnaître la ligne médiane; un peu à droite du plan médian se voit la coupe de l'intestin; un peu à gauche la coupe de l'œsophage. Cette dernière apparaît encore sous la forme d'une gouttière. L'épithélium qui constitue la paroi œsophagienne se continue encore manifestement avec l'hypoblaste formant la voûte de la cavité branchiale. Le repli que formait le plancher de cette même cavité dans la coupe précédente, s'est soulevé ici jusqu'à la voûte de la cavité et le bord supérieur de ce repli s'est accolé à la lèvre postérieure de l'orifice œsophagien. Il en est résulté la subdivision de la cavité branchiale en deux cavités latérales. Ces deux larges cavités que montre la coupe 22 (fig. 5) ne sont autre chose que les orifices épicardiques, et il ressort clairement de l'étude du bourgeon dont nous nous occupons, que ces orifices se forment ici secondairement par subdivision d'une cavité primitivement unique. Cette subdivision résulte du soulèvement du plancher de la cavité branchiale, en arrière de l'endostyle, en un repli dont le bord supérieur libre s'accole et puis se soude à la voûte de la cavité, immédiatement en arrière de l'entrée de l'œsophage.

La coupe 24 (fig. 6) nous montre la coupe de l'épicarde, dont le plancher, soulevé en un repli vertical, divise incomplètement la cavité en deux parties latérales. Cette coupe intéresse le bord postérieur du repli dont nous avons signalé le bord antérieur, au fond de la cavité branchiale, dans la coupe 21, et le milieu dans la coupe 22, représentée figure 5.

La coupe 26 (fig. 7) montre la cavité épicardique indivise. A la paroi de l'intestin sont accolés, aussi bien dans cette coupe que dans la précédente (fig. 6) et dans les suivantes (fig. 8, 9 et 10), des masses cellulaires arrondies, les unes dépourvues, les autres pourvues d'une cavité. Ces masses représentent les coupes transversales de la glande intestinale tubulaire, dont les ramifications enlacent, chez l'adulte, une grande partie de l'intestin. La coupe 34, représentée figure 9, montre en *E* l'embouchure dans l'estomac de cette glande intestinale, dont la fonction est encore fort énigmatique.

L'ébauche de système nerveux (cordon ganglionnaire viscéral), peut être poursuivie jusqu'en arrière du point où l'estomac se continue dans l'intestin (coupe 43 figurée fig. 12). Dans les dernières coupes il n'est pas possible de voir la limite entre l'ébauche neurale et l'épiderme; elle paraît être un simple épaississement de l'épiblaste (fig. 10, 11 et 12).

Les figures 8, 9, 10 et 11 qui représentent les coupes 31, 34, 36 et 39, montrent, sous le système nerveux, l'ébauche des organes sexuels. Nous attirerons dès à présent l'attention sur deux particularités relatives à cette ébauche. Son siège sous le système nerveux en fait un organ médian. Sa forme est celle d'une vésicule dont le grand axe croise transversalement le tronc d'origine de la glande intestinale. Elle est placée au-dessus du tube digestif, entre celui-ci et le système nerveux, tandis que l'épicarde et le cœur, dont nous allons parler, sont sous-intestinaux. Nous reviendrons plus loin sur la description de cette ébauche génitale, dans le chapitre qui traitera du développement de l'appareil sexuel.

La coupe 31 (fig. 8) passe par l'extrémité antérieure du sac péricardique et du tube cardiaque. Ce tube est ouvert en avant et communique avec les espaces vasculaires ambiants. La coupe montre que le sac péricardique se termine en avant par deux cornes latérales délimitant à droite et à gauche la cavité du cœur. Les coupes 29 et 30 permettent de reconnaître que ces deux cornes se terminent en cul-de-sac l'une et l'autre. L'extrémité antérieure du sac péricardique et celle du cœur sont sous-jacentes à l'organe épicardique, qui présente encore, à ce niveau, une très large cavité; le sac péricardique est accolé à la lame épithéliale qui constitue le plancher de la cavité épicardique.

La figure 9, qui représente la 34e coupe, montre en haut la cavité épicardique, en bas le sac péricardique. Le feuillet viscéral du sac péricardique constitue la paroi du cœur. Il est formé par un épithélium plat. La cavité cardiaque est délimitée par une ligne très nette. Immédiatement en dehors se voit une rangée de points brillants : ce sont les coupes de fibrilles musculaires siégeant dans les cellules épithéliales de la paroi cardiaque. La couche formée de fibrilles représente le myocarde; la couche formée par le protoplasme et les noyaux cellulaires est l'ectocarde. Le feuillet pariétal du péricarde (péricarde proprement dit) est formé par un épithélium plat. Les deux feuillets du sac péricardique se continuent l'un avec l'autre, aux deux côtés de la fente cardiaque. Aux côtés de cette fente péricarde et épicarde sont soudés l'un à l'autre. Une partie de l'épithélium constituant le plancher de l'épicarde ferme la fente cardiaque et constitue le raphé du cœur. La cavité de l'épicarde présente dans le plan médian son minimum de hauteur : elle a la forme d'un 8 couché horizontalement.

La figure 10 (coupe 36) montre l'épicarde subdivisé en deux tubes inégaux, siégeant l'un à droite l'autre à gauche du plan médian. Ces deux tubes sont accolés au sac péricardique.

La figure 11 (coupe 39) montre ces deux tubes plus réduits. La gouttière cardiaque est ouverte supérieurement.

La figure 12 (coupe 43) ne montre plus rien, à gauche, du tube épicardique. Le fond en cul de sac de la branche de ce côté se trouve sur la coupe 41. On distingue au contraire dans la coupe 43 le fond du cœcum épicardique droit. Le sac péricardique est très large à ce niveau; le tube cardiaque est largement ouvert en haut.

Nous n'avons pas représenté les coupes subséquentes de ce bourgeon : ces figures auraient fait double emploi avec celles que nous avons représentées, planche XV, figure 1 à 7 et qui représentent, à une moindre échelle, des coupes transversales d'un bourgeon un peu plus âgé. En suivant cette série de coupes non représentées du bourgeon figuré planche XI, il est facile de constater qu'ici, comme dans le bourgeon de la planche XV, le sac péricardique prend en arrière la forme d'une gouttière de plus en plus largement ouverte en haut : il ne montre bientôt plus, à la coupe transversale, qu'une fente horizontale comme dans les figures 5 et 6 de la planche XV; plus en arrière encore le plancher et la voûte de cette fente se rapprochent l'un de l'autre; la fente se rétrécit, puis disparait totalement, le sac péricardique se continuant en arrière en une mince lame membraneuse comme dans la figure 7 de la planche XV. Cette membrane est formée par l'accolement de deux épithéliums plats; on peut la poursuivre, à travers le pied du bourgeon jusques dans la cloison des stolons. Comme Kowalevsky l'a le premier reconnu chez la Pérophore, cette cloison que nous avons appelée la lame épicardique est formée par deux couches cellulaires accolées l'une à l'autre; entre les deux existe une cavité virtuelle. Il résulte clairement de l'étude que nous venons de faire, que chez le bourgeon cette cavité communique avec la cavité péricardique, tandis que dans l'individu qui provient de la transformation de la larve, elle communique non pas avec le péricarde mais avec le sac branchial, par l'intermédiaire de l'épicarde. C'est ce que nous avons démontré plus haut.

De ce fait que la cloison stoloniale affecte des rapports différents dans l'individu agame et chez le bourgeon sexué il résulte que les orifices du cœur ne présentent pas les mêmes rapports avec les espaces sanguins chez la larve transformée d'une part, chez le bourgeon de l'autre. Chez l'individu qui provient de l'œuf et qui, comme on sait, reste stérile, les deux extrémités du cœur et les deux orifices terminaux du tube cardiaque se trouvent l'un et l'autre en dessous de l'épicarde et par conséquent de la lame stoloniale. Le sac péricardique est enroulé autour du courant sanguin sous épicardique et la direction du courant est la même en arrière du cœur, dans le tube cardiaque et en avant du cœur. Il est inverse au contraire, sous l'épicarde et au dessus de l'épicarde.

Dans les bourgeons au contraire l'orifice postérieur du cœur est sus-épicardique, tandis que son orifice antérieur est sous-épicardique. Il en résulte que, chez le bourgeon le courant stolonial sous-épicardique n'aboutit pas à l'extrémité postérieure du cœur, comme dans l'individu agame, mais bien à son extrémité antérieure. Au contraire le courant stolonial sus-épicardique aboutit, chez le bourgeon, à l'extrémité postérieure du cœur, tandis que chez l'individu agame ce courant n'affecte pas de rapports immédiats avec le cœur.

L'on ne possède pas jusqu'ici les éléments nécessaires pour trancher la question de savoir si le courant sous-épicardique de l'individu agame se continue dans le courant sous-épicardique du bourgeon ou au contraire dans le courant sus-épicardique de ce dernier. Suivant que l'une ou l'autre de ces hypothèses se réalise la direction des contractions cardiaques et celle des courants sanguins doit être semblable ou inverse dans l'individu qui provient d'une larve et dans les bourgeons qu'il engendre.

Résumons maintenant les faits relatifs à la constitution et aux rapports des organes cardiaques, tels qu'ils ressortent de l'examen des bourgeons, partiellement représentés dans les planches XI et XV. — Le sac péricardique de ces bourgeons consiste en une simple dilitation vésiculiforme de la cloison stoloniale. Cette vésicule présente ceci de particulier que sa paroi dorsale est invaginée dans sa paroi ventrale Cette paroi dorsale invaginée du sac péricardique constitue la paroi cardiaque.

Le tube épicardique au contraire, complètement séparé de la cloison stoloniale, constitue, avec le sac branchial, une seule et même formation. Ce diverticule, qui communiquait d'abord avec le sac branchial par un orifice unique, se subdivise à son origine, à la suite de la formation d'un repli médian qui, partant du plancher de la cavité commune primitive, se soude enfin par son sommet à la voûte de la cavité, immédiatement en arrière de l'entrée de l'œsophage. Il en résulte que l'orifice de communication primitif se subdivise en deux orifices latéraux, séparés l'un de l'autre par le repli dont le bord antérieur devient le fond de la cavité branchiale. Ces deux orifices, semblables aux orifices épicardiques de la larve mettent en communication le sac branchial avec le cul de sac épicardique. Ces orifices, pour être analogues à ceux de la larve, n'en ont pas moins un tout autre mode de formation.

Le cul de sac épicardique est bilobé en arrière. Il se termine par deux cœcums, accolés à l'extrémité antérieure du sac péricardique, avec lequel ils affectent des rapports semblables à ceux que nous avons fait connaître chez de jeunes larves.

Avant de conclure à la génèse des formations cardiaques chez le bourgeon de la Claveline, nous ferons connaître les particularités que nous avons constatés chez un bourgeon plus jeune, dont nous avons représenté quelques coupes transversales planche XVI figures 3*a* à 3*e*.

La coupe représentée figure 3*a* montre en *œ* la coupe de l'œsophage; en *Int.* l'intestin; en *T. Ep* la tube épicardique; en *S. Pe* le sac péricardique. En suivant d'arrière en avant la série des coupes transversales, en partant de celle que nous avons représentée (fig. 3*a*), l'on constate que le tube épicardique communique largement en avant, par un orifice unique, très large, avec le sac branchial. Pharynx et épicarde constituent encore une seule et même cavité. En 3*b* l'on voit que le tube épicardique se bifurque en arrière en deux branches.

Figure 3*c*. La branche à gauche communique avec le sac péricardique. Figure 3*d*. La même communication s'est établie à droite entre l'épicarde et le péricarde. Figure 3*e*, la cavité commune est plus réduite. En suivant d'avant en arrière la série des coupes l'on constate que la réduction s'accuse de plus en plus; le plancher tend à s'accoler à la voûte comme dans la figure 6 (pl. XV); plus en arrière encore les deux lames épithéliales se sont confondues en une cloison transversale comme en figure 7 (pl. XV). Cette lame on peut la poursuivre jusques dans le stolon d'où émane le bourgeon.

Il résulte de l'examen de la série des coupes successives faites à travers le bourgeon partiellement représenté pl. XVI, figure 3*a* à 3*e*, que le péricarde, l'épicarde et le sac branchial sont des parties, incomplètement séparées l'une de l'autre, de la vésicule interne du bourgeon. Celle-ci procède de l'écartement des deux lames cellulaires qui constituent la cloison stoloniale. Les cavités du sac branchial, du tube épicardique et du sac péricardique, communiquent entre elles; elles sont des parties incomplètement séparées d'une seule et même cavité primitive.

Cependant, le sac péricardique a commencé à se séparer de l'épicarde, et l'étude de ce bourgeon nous permet de nous faire une idée très exacte de la manière dont s'accomplit cette séparation. Les premiers indices de la formation du cœur ont apparu : l'épithélium péricardique s'est épaissi à la voûte de la cavité ; il a donné lui à la formation d'une plaque cardiaque (fig. 3*c*, 3*d*, 3*e*, *P. Car.*). Cette plaque déprimée, a commencé son mouvement d'introflexion ou d'invagination dans la cavité du péricarde. Il en résulte qu'elle se trouve sur un plan plus inférieur que la voûte de la cavité épicardique future. Au point correspondant à l'extrémité antérieure du cœur futur, la gouttière cardiaque devait se terminer aux stades plus jeunes par un cul de sac formé par la voûte de la cavité. Le fond de ce cul de sac refoulé en bas et en avant s'est accolé au plancher de la cavité, s'est ensuite soudé avec lui, et enfin un orifice a apparu dans la soudure. Il en est résulté l'établissement d'une voie de communication entre l'espace sanguin sus-épicardique et le sinus sous-épicardique. Cet orifice répond à l'extrémité antérieure du cœur.

Au stade que nous considérons épicarde et péricarde communiquent encore entre eux, aux côtés de cet orifice (fig. 3*c* et 3*d*). Plus tard ces communications cessent d'exister (pl. XI) et dès lors la vésicule interne primitive du bourgeon s'est subdivisée en deux parties distinctes : sac branchial et épicarde, en avant, péricarde et cloison stoloniale en arrière. Il résulte de ce mode de développement du sac péricardique et du cœur, très différent de celui de la larve, que, tandis que chez la larve et l'individu agame qui en provient, le tube épicardique se continue en arrière dans la lame épicardique, le sac péricardique entièrement clos, étant tout entier sous jacent à l'épicarde, chez le bourgeon le tube épicardique se termine en cul de sac et le péricarde s'ouvre en arrière dans la cavité virtuelle de la cloison stoloniale.

Résumons l'histoire de la génèse du cœur et de ses dépendances chez la Claveline. — Chez la Claveline, comme chez la Pérophore, la vésicule interne du bourgeon résulte de l'écartement des deux lames cellulaires adjacentes de la cloison stoloniale. La vésicule, allongée dans le sens de l'axe du bourgeon se continue en arrière dans la cavité virtuelle de la cloison stoloniale. Cette vésicule se divise transversalement en une portion terminale et une portion basilaire. La portion terminale de la vésicule donne naissance au sac branchial et au tube épicardique, qui ne sont que des parties incomplètement séparées de la vésicule primitive et à des diverticules secondaires, les cavités péribranchiales et le tube digestif proprement dit.

La portion basilaire engendre le sac péricardique, dont la voûte invaginée devient la paroi cardiaque. Les portions terminale et basilaire de la vésicule interne communiquent largement entre elles au début. Mais bientôt la voûte invaginée de la vésicule basilaire donne lieu à une gouttière cardiaque qui se termine en avant par un cul de sac. Le fond de ce dernier va s'accoler, dans le plan médian du bourgeon, au plancher de la cavité; une perforation se montre bientôt dans la soudure; elle répond à l'orifice antérieur du cœur. Puis, par une sorte d'étranglement progressif les deux portions de la vésicule interne primitive se séparent l'une de l'autre, aux deux côtés de l'orifice antérieur du cœur.

A ce moment la cavité épicardique se termine en arrière pas deux culs de sacs superposés au péricarde et accolés à ce dernier en avant. La gouttière cardiaque est encore largement ouverte. Elle se ferme incomplètement par rapprochement de ses bords et l'allongement du tube épicardique, superposé au péricarde, et accolé à ce dernier aux côtés de la fente cardiaque, permet la formation d'un véritable pont épithélial, qui, réunissant entre elles les lèvres de la fente du cœur, justifie son nom de le raphé cardiaque.

En même temps que s'opèrent ces changements, le plancher de la vésicule terminale se soulève, en arrière de la gouttière hypobranchiale en une repli dont le sommet atteint la voûte de la vésicule, immédiatement en arrière de l'entrée de l'œsophage. Le bord antérieur de ce repli devient le fond du sac branchial; son apparition amène la subdivision en deux ouvertures latérales de la large communication primitive entre le sac branchial et l'épicarde. *Le mode de développement et les rapports anatomiques des organes cardiaques, sont donc tout différents chez l'individu qui procède d'une larve urodèle et chez celui qui provient d'un bourgeon.*

III. Structure du Cœur de l'adulte.

N'était l'union des lèvres de la fente du cœur avec le plancher de l'épicarde, la gouttière cardiaque serait ouverte, non seulement à ses deux bouts, mais également dans toute la longueur de sa face dorsale. Le cœur n'est jamais par lui même un tube complet, mais bien une gouttière ouverte supérieurement et dont les lèvres se continuent en dehors avec le péricarde, dans le sens restreint du mot. Comme aux deux côtés de la fente cardiaque le péricarde est soudé à l'épicarde, celui-ci réunit en fait les deux lèvres de la gouttière cardiaque, de façon à complèter le tube. Une étroite bande épithéliale, formant une partie du plancher de l'épicarde constitue la voûte du cœur. C'est cette partie de l'épithélium épicardique que nous appelons le *raphé cardiaque.* Il ne faut pas confondre cette formation avec la *fente cardiaque :* le raphé s'applique sur la fente, de façon à la fermer. Chez l'adulte le raphé est extrêmement étroit; mais il n'en existe pas moins.

Pour étudier la structure de la paroi cardiaque de l'adulte il importe de recourir à deux genres de préparations. Il faut examiner par transparence la paroi du cœur isolée, étalée et soumise au préalable à l'action de matières colorantes telles que le carmin boracique, le picrocarmin, l'hématoxyline ou d'autres; il faut complèter les connaissances acquises de cette manière par l'étude de coupes longitudinales et transversales de la paroi cardiaque.

Nous avons représenté planche X, figure 2 et 3*A*, une partie de la paroi du cœur de la Claveline vue par transparence, telle qu'elle se présente au 1/10ᵉ à Immersion de Hartnack. Cette paroi parait formée d'un assise unique de fibres monocellulaires. Elles n'ont pas toutes la même forme; les unes sont des fuseaux s'effilant progressivement en une pointe unique à chacune de leurs extrémités; d'autres, simples à l'un des bouts sont bifurquées à l'autre extrémité; d'autres encore sont bifurquées des deux côtés. L'on en voit une, çà et là qui présente à l'un de ses bouts trois branches divergentes tandis que de l'autre côté elle reste simple ou se bifurque. Le plus souvent il existe un noyau unique pour chaque faisceau fibrillaire; il se projette d'habitude sur le milieu légèrement renflé du fuseau; rarement on remarque qu'il existe deux noyaux pour un seul faisceau; parfois même à un noyau unique correspondent deux faisceaux parallèles, mais séparés l'un de l'autre. Les faisceaux sont manifestement striés tranversalement : la striation longitudinale quoique visible est beaucoup moins apparente (fig. 2). Entre les faisceaux se voit une substance finement ponctuée; mais les limites des cellules n'apparaissaient pas dans la préparation d'après laquelle ont été faits les dessins. Il suffit de porter son attention sur la position des noyaux relativement à la substance fibrillaire pour reconnaître qu'ils ne sont pas entourés par la substance musculaire, mais superposés à la couche des fibrilles. C'est ce qui se voit avec la dernière évidence partout où la membrane cardiaque présente un pli et mieux encore sur les coupes réelles.

L'on ne peut distinguer qu'une assise unique de fibrilles musculaires. Celles-ci siègent dans la partie la plus profonde de la cellule, au contact immédiat de la cavité cardiaque à la face externe d'une membrane anhyste très apparente (pl. X, fig. 3*B*).

Corella parallelogramma. — (Fig. 4*A* et 4*B*). Les préparations ont été faites d'après des individus traités vivants par l'acide picrosulfurique et conservés dans l'alcool. Ici les faisceaux fibrillaires ne sont pas fusiformes. Ils paraissent anastomosés entre eux en un réseau à mailles étroites et très allongées. Des noyaux ovalaires sont disséminés à la surface des faisceaux, à des distances à peu près égales les unes des autres. Les limites des cellules paraissent ne plus exister. Il serait fort intéressant d'observer l'action du nitrate d'argent sur ces membranes. Il est fort probable que cet agent donnerait des images très semblables à celles que l'on obtient chez les Vertébrés. Les coupes longitudinales ou obliques du cœur donnent des images très semblables à celles que l'on obtient chez la Claveline. Elles paraissent indiquer que les cellules n'ont pas perdu leurs limites (fig. 4*B*).

Salpa pinnata. — Figure 5*A*, paroi du cœur vue par transparence; figure 5*B*, coupe longitudinale. Préparations faites chez des individus traités directement par l'alcool. Les limites des faisceaux sont ici très nettement indiquées par des lignes interposées entre les faisceaux. Les faisceaux parallèles les uns aux autres sont très longs, mais cependant fusiformes. A chaque faisceau correspondent plusieurs noyaux ovalaires équidistants. Striation transversale très nette; striation longitudinale et composition fibrillaire beaucoup moins apparentes que chez la Corelle. L'on distingue cependant fort bien ici, comme chez la Corelle, que les stries transversales sont formées par des rangées transversales de grains réfringents, et que les fibrilles sont moniliformes.

Les coupes donnent les mêmes images que le cœur de la Claveline et de la Corelle.

Le péricarde est formé chez toutes les espèces examinées par une assise unique de cellules plates, légèrement renflés seulement autour des noyaux, où le protoplasme accumulé offre l'apparence d'un fuseau. Planche X, figure 6 *A* et 6 *B*, dessinées d'après le péricarde de la *Salpa pinnata.*

Il résulte de l'étude que nous avons faite du cœur de la Claveline, de la Corelle et de la *Salpa pinnata* que chez ces divers Tuniciers la paroi cardiaque est formée par une assise unique de cellules épithéliales aplaties. Ces cellules, partiellement transformées en fibrilles musculaires, constituent l'un des plus beaux exemples que l'on puisse citer d'éléments épithélio-musculaires. Chez la Claveline les fibrilles, dans toute leur longueur, procèdent d'une même cellule; chez la Corelle et chez la Salpe il semble que plusieurs cellules interviennent concurremment dans la formation d'une même fibrille et d'un même faisceau fibrillaire. Il n'existe jamais qu'une assise unique de fibrilles musculaires.

Toutes les cellules étant transformées en substance musculaire, au contact immédiat de la membrane anhyste qui délimite la cavité cardiaque, il en résulte que l'on peut diviser cette paroi en une lamelle musculaire (myocarde) et une couche celluleuse (ectocarde). Il n'existe aucun trace d'endocarde (endothélium) chez les espèces étudiées par nous.

Il ressort de ce qui vient d'être dit que, de même que, chez les Vertébrés, le feuillet viscéral du péricarde embryonnaire (feuillet splanchnique du mésoblaste) représente en puissance le myocarde et l'ectocarde, qui l'un et l'autre dérivent d'un même épithélium cylindrique primitif, de même, chez les Tuniciers, le feuillet viscéral du péricarde (paroi cardiaque) est à la fois myocarde et ectocarde.

Nous avons en vain cherché à découvrir dans la paroi du cœur des Tuniciers des fibres et des cellules nerveuses. Il est plus que probable cependant que le myocarde est innervé, voire même qu'il existe des centres nerveux intra-cardiaques. La méthode au chlorure d'or, telle qu'elle a été pratiquée par Ranvier, dans ses admirables recherches sur le système nerveux, est toute indiquée ici pour arriver à une connaissance plus complète du cœur. Le traitement par le nitrate d'argent rendrait aussi de grands services. Mais nous n'avons pas eu l'occasion jusqu'ici de pousser plus loin l'étude du cœur des Tuniciers. Nous y reviendrons peut-être un jour.

TROISIÈME CHAPITRE.

DÉVELOPPEMENT DU TUBE DIGESTIF DE LA CLAVELINE.

L'étude du développement de la larve a montré que le tube digestif constitue, dans les premiers temps de l'évolution un organe droit et médian, s'étendant dans toute la longueur du corps, jusqu'à l'extrémité de la queue. Il comprend, chez de toutes jeunes larves, trois parties distinctes : *a*/ une dilatation antérieure, qui répond à la portion précordale du tube intestinal; *b*/ une portion rétrécie, pourvue d'une cavité et d'une paroi épithéliale complète, sous-jacente à la notocorde et siégeant, comme la dilation précordale, dans la portion viscérale du tronc; *c*/ une portion régnant dans toute la longueur de la queue. La paroi de cette dernière est incomplète; sa cavité n'existe bientôt plus que virtuellement. Cette troisième portion, rudimentaire, du tube digestif n'est représentée que par deux séries de cellules hypoblastiques sous-jacentes à la notocorde.

Les recherches de Kowalevsky ont établi et tous les travaux récents n'ont fait que confirmer la disparition précoce de cette troisième portion du tube alimentaire primitif. La portion caudale du mésenteron primitif s'atrophie complètement : les cellules hypoblastiques qui le constituent perdent, dans le cours du développement, leur caractère épithélial et se transforment en cellules rondes qui paraissent identiques aux globules sanguins d'origine mésoblastique.

Il en résulte que le tube digestif de l'adulte se développe tout entier aux dépens des deux premières portions du mésenteron de la larve. Ces deux portions sont médianes l'une et l'autre. Comment le tube intestinal de l'adulte procède-t-il de l'ébauche larvaire réduite à deux portions médianes, la première précordale, la seconde hypocordale? C'est là un point qui n'a guère attiré l'attention et qui présente cependant, à notre avis, une très grande importance.

Il importe au plus haut point de savoir comment, aux dépens de l'appareil médian et symétrique de la larve, nait le tube digestif partiellement asymétrique et latéral de l'adulte. L'on s'est représenté le développement en admettant que l'ébauche médiane primitive, en s'allongeant progressivement se replie sur elle même : se développant dans un espace très limité, son extrémité postérieure, terminée en cul de sac, qui se continuait au début avec la traînée hypoblastique de la queue, se porte vers la gauche et en haut pour aller s'ouvrir enfin dans la vésicule cloacale gauche. Dans cette hypothèse l'anus de l'adulte répondrait à l'extrémité postérieure de la seconde partie de l'intestin et l'asymétrie de l'appareil digestif ne serait qu'apparente.

C'est de cette manière que les choses se passeraient, chez les Ascidies simples, si l'on s'en rapporte aux données de Kowalevsky et des auteurs qui se sont occupés après lui du développement des Tuniciers.

L'étude du développement des bourgeons semble justifier pleinement cette manière de voir. L'on y voit en effet le tube intestinal proprement dit, naître sous la forme d'un diverticule médian de la voûte du sac branchial futur; ce diverticule s'allonger, se contourner, le fond du cul de sac se porter vers la gauche, puis se diriger en avant et en haut pour aller se mettre en rapport avec la paroi du cloaque et s'ouvrir enfin dans cette cavité. Mais il est incontestable que l'étude de la larve seule peut fournir des données certaines pour l'interprétation des processus génétiques primitifs : l'évolution du bourgeon est plus directe ; l'étude des autres appareils prouve clairement que la marche du développement y est, à bien des points de vue, profondément modifiée.

Nous avons étudié avec le plus grand soin la complication progressive de l'appareil digestif chez la larve ; nous allons faire connaître les faits qui ont attiré notre attention ; nous formulerons ensuite les conclusions que nous en avons tirées.

Nous avons représenté planche XVI, figures 1*a* à 1*d*, quatre coupes d'une jeune larve. Son âge est suffisamment indiqué par le fait qu'elle ne présentait encore, dans la vésicule cérébrale, aucune trace de pigment sensoriel; les vésicules dites cloacales ont fait leur apparition; elles ne sont encore indiquées que par de légères invaginations épiblastiques (fig. 1*a* et 1*b*).

L'examen des coupes successives montre que la dilatation antérieure du tube digestif passe insensiblement à la portion rétrécie et que la limite entre ces deux portions, si nettement séparées l'une de l'autre, aux stades précédents, est maintenant méconnaissable. Un coupe transversale faite au niveau des ébauches cloacales a été représentée figure 1*a*. La cavité digestive présente à la section la forme d'un T. L'extrémité inférieure de la branche verticale du T se prolonge vers la gauche en un diverticule creux à sa base, plein à son sommet. Le sommet avoisine l'invagination cloacale gauche. Ce diverticule représente l'ébauche de l'intestin proprement dit.

La coupe suivante figure 1*b* ne montre plus trace du cœcum intestinal. La cavité en forme de T de la portion médiane du tube digestif est encore très apparente.

La coupe suivante figure 1*c* montre le fond en cul de sac dn tube digestif. Il a une forme trilobée. Le lobe inférieur présente encore une trace de la cavité digestive. La notocorde apparait ici entre le système nerveux et le tube digestif. Cette coupe montre, d'une manière évidente, que le tube digestif est médian. La coupe suivante n'a pas été dessinée. La subséquente est représentée figure 1*d*. On y voit le fond du lobe inférieur et, sous la notocorde, un cordon plein, incomplètement séparé du lobe inférieur.

Ce cordon subcordal, se retrouve encore sur la coupe suivante. Il est le dernier vestige, en arrière, du mésenteron de la larve. Sur la coupe suivante, à la place du cordon subcordal se voit l'espace occupé par des cellules rondes qui, aux stades antérieurs, était rempli par la portion caudale du mésenteron. Le cordon subcordal est la cicatrice du point de continuité entre la portion restée et la portion disparue du tube digestif droit des premières phases larvaires. Il résulte clairement de l'examen de cette larve que l'intestin nait sous la forme d'un diverticule, dont le fond est dirigé à gauche et en haut, du plancher de la portion médiane du tube digestif. Celui-ci se prolonge en arrière du diverticule intestinal, et se termine en un cul de sac, du sommet duquel partait la troisième portion intestinale de la larve plus jeune.

La même conclusion ressort avec évidence de l'étude de larves un peu plus âgées, comme celle dont nous avons représenté une série de coupes (pl. XVI, fig. 2*a* à 2*e*).

La figure 2*a* représente la 22^e coupe de cette larve. Sous le système nerveux se voit la coupe de l'œsophage et, en dessous de ce dernier, les deux tubes procardiques, accolés l'un à l'autre et d'inégales dimensions. A gauche l'intestin coupé suivant sa longueur.

La figure 2*b* représente la coupe 27. Sous le système nerveux se voit la coupe de l'estomac. Du plancher de l'estomac. part un diverticule dirigé à gauche et en haut : c'est l'embouchure de l'intestin.

La coupe 30 (fig. 2*c*) ne montre plus trace de l'intestin; mais la cavité de l'estomac est très étendue; celui-ci se prolonge donc en arrière de l'embouchure du l'intestin. Sous-jacent au système nerveux, dont il est séparé par la notocorde, l'estomac nous apparait, tout aussi bien que le sac branchial et l'œsophage comme un organe médian.

La coupe 33 (fig. 2*d*) montre le fond de l'estomac; il se prolonge assez loin en arrière, sous la notocorde, sous la forme d'un cordon plein, subcordal : on peut le poursuivre jusques dans la coupe 36 (fig. 2*e*) et même jusques dans la coupe 37 que nous n'avons pas figurée.

Il ressort avec évidence de l'étude de ces larves que le sac branchial, l'œsophage et l'estomac sont des parties différenciées de l'ébauche primitive de la larve; ces trois parties du tube digestif sont et restent médianes et symétriques; l'estomac, terminé en cul de sac, se prolonge en arrière par un cordon cellulaire plein, très court, qui n'est qu'un reste de la portion caudale du mésentéron primitif.

L'intestin nait, sous la forme d'un diverticule secondaire du plancher de l'estomac, à quelque distance en avant du fond de cet organe. L'origine du cœcum intestinal se fait sentir à droite; elle proémine de ce côté. Le diverticule se dirige d'abord de droite à gauche puis de bas en haut et d'arrière en avant pour aboutir à la vésicule cloacale gauche. L'intestin constitue une néoformation et non un produit de transformation de l'ébauche primitive; il est une partie surajoutée à celles qui procèdent de cette ébauche. Terminé en cul de sac au début il finit par s'ouvrir dans la vésicule cloacale gauche. Son mode de développement rappelle celui des glandes. Le cœcum intestinal nait au niveau de l'extrémité antérieure de la notocorde ou bien même un peu plus en avant. Il procède plutôt de la portion précordale que de la portion subcordale du mésenteron primitif.

Il est donc certain que l'anus ne répond pas à l'extrémité postérieure de la seconde portion du mésenteron et que l'intestin n'est pas une portion différentiée de la première ébauche du tube digestif; cette ébauche primitive reste médiane et elle se transforme en une série d'organes médians, le sac branchial, l'œsophage et l'estomac. Dans le tube digestif d'une Claveline adulte, il faut donc distinguer deux portions bien différentes : la portion descendante du tube digestif, qui résulte de la transformation de la première ébauche et la portion ascendante, qui nait toute entière d'un cœcum secondaire inséré au plancher de l'estomac, et proéminant, à son origine renflée, à droite du plan médian.

Si donc chez les Phallusiadés, les Molgulides et les Cynthiadés tout le tube digestif, à partir de l'entrée de l'œsophage, est rejeté sur l'une des faces du sac branchial, c'est qu'il s'est produit, chez les Ascidies simples, des changements de position secondaires, des altérations des rapports anatomiques primitifs.

La Claveline, qui conserve bien plus complètement les dispositions typiques que révèle l'étude du développement de la larve urodèle, nous apparait comme un type bien moins modifié par cœnogénèse. Nous verrons que l'étude de tous les appareils conduit à la même conclusion. La Claveline adulte est absolument organisée comme la portion viscérale du tronc de la larve étirée en longueur après l'atrophie de la queue. A notre avis le type des Clavelines auquel il faut probablement rattacher les genres Rhopalea, les Diazona et moins intimement les Ciona est plus archaïque que toutes les formes actuellement vivantes du groupe des Ascidiens.

QUATRIÈME CHAPITRE.

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL SEXUEL.

Ganin a le premier attiré l'attention sur ce fait important que chez les Ascidies sociales, comme chez les Synascidies, l'individu qui provient de la transformation de la larve ne devient pas sexué. La souche de la colonie est stérile et c'est dans les bourgeons seuls que l'appareil sexuel se développe. Chaque zooïde engendré par voie agame est hermaphrodite et si la maturation des produits sexuels ne se fait pas toujours simultanément dans les deux appareils, il n'en est pas moins certain qu'un appareil mâle et un appareil femelle complets l'un et l'autre coexistent dans chaque individu. A ce dernier point de vue, les zooïdes nés de bourgeons, chez les Ascidies sociales, se comportent exactement comme les Ascidies simples.

Nous diviserons en deux parties le chapitre de notre travail qui traite de l'appareil sexuel des Ascidiens. La première aura pour objet l'étude de la formation des appareils; dans la seconde nous ferons connaître les résultats de nos recherches sur l'ovogénèse chez la Claveline. L'étude de l'ovogénèse est inséparable de l'histoire du développement de l'ovaire. La structure de l'ovaire des Tuniciers, si peu connue et si mal comprise jusqu'ici, ne peut être convenablement interprétée que si l'on a suivi l'organe depuis le moment de sa première apparition, et l'on possède jusqu'ici fort peu de données sur la génèse de l'appareil sexuel des Ascidiens. Il n'est guère douteux que les opinions si contradictoires et parfois si étranges, qui ont été émises sur l'ovogénèse des Tuniciers, tiennent en partie à ce que la constitution de l'ovaire est si peu élucidée. Pour arriver à connaître l'ovogénèse l'on a eu presqu'exclusivement recours à la méthode des dissociations, appliquée à des ovaires très complexes d'animaux adultes. Or, il n'est pas possible, en dilacérant des fragments d'ovaires de comprendre la structure de ces organes et de se faire une idée exacte de la constitution de cet appareil. Or il paraît bien difficile d'arriver à connaître l'ovogénèse, alors que l'on ignore la constitution de l'appareil qui engendre les œufs.

A. DE LA GÉNÈSE DES APPAREILS SEXUELS MALE ET FEMELLE.

Nous avons étudié la formation des organes sexuels chez la Pérophore, chez la Claveline et chez une Ascidie simple très commune sur nos côtes : la *Phallusia scabroïdes*. E. Van Beneden et Ch. Julin.

§ I. Développement des organes sexuels chez la Pérophore.

Nous ne connaissons aucun Ascidien qui se prête mieux que la Pérophore à l'étude de la formation de l'appareil sexuel. Aussi est-ce à cet animal que Giard et Kowalevsky se sont adressés dans les tentatives qu'ils ont faites pour résoudre cette question. L'examen de bourgeons vivants ou montés dans le baume, après coloration préalable, permet l'observation de la plupart des faits dont nous allons rendre compte.

D'après Giard, " l'ovaire et le testicule, au moment où ils se constituent, présentent exactement le même aspect; ce sont de grands culs de sac pyriformes, dont les parois présentent un grand nombre de noyaux réfringents assez analogues à ceux de l'enveloppe commune. Ces noyaux sont surtout abondants dans le fond des culs de sac où ils forment un amas qui ne tardera pas à devenir granuleux. Bientôt dans cette matière, qui peu à peu remplit toute la cavité du cul de sac, on voit se produire des cellules arrondies à noyau bien visible.

„ Dans les culs de sac mâles les noyaux de ces cellules se segmentent et bientôt l'on a sous les yeux des cellules mères de spermatozoïdes, tout à fait comparables à celles que l'on trouve chez les animaux supérieurs, comme on peut s'en convaincre en examinant la figure 7 de notre planche ~~XX.~~ „ XII.

Cette description montre combien peu Giard s'est attaché à rechercher l'origine et les phases successives par lesquelles, passe l'appareil sexuel dans le cours de son évolution. Giard a laissé la question ouverte et quand Kowalevsky a fait connaître le résultat de ses études sou l'origine du testicule et de l'ovaire, chez la Pérophore, il pouvait à bon droit se dispenser de citer aucun travail antérieur.

Kowalevsky (22) a vu la première ébauche des glandes génitales sous la forme d'un très petit amas plein de cellules, situé près de l'estomac, accolé au canal excréteur de la glande intestinale, au point où ce canal se bifurque. Bientôt cette sphérule cellulaire se creuse d'une cavité et se transforme en une vésicule renfermant deux ou trois cellules libres dans son intérieur. De cette vésicule part, en se dirigeant parallèlement à la portion supérieure du tube digestif, une série de noyaux entourés de protoplasma et qui se termine dans la paroi de la vésicule cloacale, un peu au-dessous de l'ouverture anale. La vésicule grandit, se remplit de cellules et se divise supérieurement en deux lobes qui se sous-divisent à leur tour.

En même temps, sur la ligne des noyaux unissant la vésicule lobée à la cavité cloacale et près de la base de la vésicule, il apparait encore un très faible amas de cellules. De ce dernier aussi on voit partir bientôt une série de noyaux formée exactement comme la première et rejoignant également la cavité cloacale.

Cependant la vésicule génitale primitive grandit rapidement; ses lobes se multiplient et se remplissent de cellules libres.

La série des noyaux ne tarde pas à former un canal abducteur par le dédoublement des noyaux primitifs et la formation d'une lumière faisant communiquer la glande avec le cloaque. Les cellules libres des lobes donnent naissance à des spermatozoïdes et il devient évident que l'ébauche génitale primitive était le premier rudiment du testicule. Ce n'est que quand le testicule est déjà fort avancé dans son développement que le second amas cellulaire, que nous avons vu apparaitre, se transforme lui aussi en glande creuse. Certaines cellules de cet amas se transforment bientôt en jeunes ovules qui permettent de reconnaître l'ovaire. La série des noyaux qui l'unit au cloaque devient un oviducte, qui, dans tout son parcours, est uni au canal déférent.

Kowalevsky a parfaitement décrit la première ébauche de l'appareil sexuel, formée d'une part d'un amas plein de cellules, d'autre part d'un cordon cellulaire qui, partant de cet amas, se prolonge jusqu'au cloaque. Mais il ne se prononce pas sur l'origine de cette ébauche. D'autre part il fait apparaître plus tard une seconde ébauche semblable à la première et tandis que celle-ci donne naissance à l'appareil sexuel mâle, celle-là devient l'appareil femelle. Il existerait deux cordons cellulaires pour représenter les ébauches des deux conduits excréteurs, comme il se constitue deux ébauches distinctes pour les deux glandes sexuelles. Les cordons cellulaires pleins donneraient naissance l'un au canal déférent, l'autre à l'oviducte Nos conclusions ne s'accordent pas, en ce qui concernent ces différents points, avec les résultats annoncés par Kowalevsky.

Nous avons trouvé en effet qu'une même ébauche primitive donne naissance non-seulement au testicule, mais aussi à l'ovaire, à l'oviducte et au canal déférent. Il n'existe pas d'ébauche ovarienne primitivement distincte; et il n'apparait jamais deux cordons cellulaires pleins (séries de noyaux de Kowalevsky). Le cordon primitif est et reste unique. Nous allons décrire les stades successifs de l'évolution de l'appareil.

—

Nous avons représenté planche XII, figure 1, le plus jeune stade observé. L'ébauche génitale occupe exactement la place indiquée par Kowalevsky. Elle siège dans la concavité de la courbe intestinale, et se projette sur la glande tubuleuse intestinale, qui montre déjà un canal excréteur s'ouvrant largement dans la dilatation stomacale et trois branches de division dirigées vers l'intestin. Elle est formée comme le décrit Kowalevsky d'un petit nombre de cellules réunies en une petite sphérule cellulaire pleine. Ces cellules sont identiques aux globules sanguins qui remplissent les espaces vasculaires voisins. De cette sphérule cellulaire part un cordon formé par une rangée unique de cellules placées bout à bout et présentant, elles aussi, tous les caractères des cellules mésoblastiques voisines. Cette trainée cellulaire décrit une courbe semblable à celle de l'intestin et se dirige parallèlement à ce dernier. A ce moment l'intestin se termine encore en cul de sac et l'anus n'est pas encore formé. Il nous a semblé que le cordon génital n'atteint pas encore, à ce stade, l'épithelium cloacal.

Des coupes de bourgeons de même âge, faites dans la direction indiquée dans la figure 1 par la ligne *a b*, ont été représentées planche XVI, figure 5*a* et 5*b*. Ces figures représentent deux coupes successives du même bourgeon. Les rapports indiqués plus haut de la masse génitale avec l'ébauche de la glande intestinale permettent de retrouver facilement dans les coupes l'ébauche sexuelle. La figure 5*a* montre en *E* la coupe de l'estomac, en *I* celle de l'intestin, en *G I* celle de la glande intestinale. La masse génitale, *E G*, est adjacente à la glande; elle se trouve placée entre elle et l'épiderme, au milieu du mésoblaste. La coupe suivante (fig. 5*b*) montre l'embouchure dans l'estomac de la glande intestinale. La masse génitale se voit immédiatement en dehors (*E G*). L'on remarque ici une particularité que nous signalerons encore plus loin à propos de la *Phallusia scabroïdes*. Quelques-unes des cellules périphériques de l'amas génital sont pourvues de prolongements semblables à ceux des cellules mésoblastiques libres que l'on trouve dans la voisinage de l'ébauche génitale. Çà et là on constate même qu'il existe des anastomoses entre les cellules de la masse génitale et les cellules mésoblastiques voisines. Nous avons constaté le même fait, chez un bourgeon plus avancé dans son développement, pour les cellules du cordon génital.

Il en résulte que les éléments cellulaires de l'ébauche génitale ne ressemblent pas seulement aux cellules mésoblastiques ambiantes, mais qu'il existe entre eux, comme entre cellules conjonctives embryonnaires, des anastomoses protoplasmiques.

L'origine mésoblastique de l'ébauche génitale est ici évidente. Ce n'est que dans la suite de l'évolution que le caractère épithélial se dessine dans l'organe génital.

Dans le bourgeon dont nous avons représenté deux coupes (fig. 5*a* et 5*b*) (pl. XVI) la sphérule sexuelle n'est déjà plus une masse pleine : une cavité minuscule, intercellulaire, se montre distinctement dans la coupe (fig. 5*a*).

Planche XII, figure 2. L'ébauche sexuelle occupe à peu près la même position vis-à-vis du canal excréteur de la glande intestinale que dans la figure 1. Cette glande est un peu moins avancée dans son développement. Par contre la sphérule génitale présente une cavité excentrique, délimitée à gauche par une seule assise cellulaire, à droite par plusieurs assises. La sphérule a pris une apparence pyriforme. Son sommet se continue dans un cordon génital constitué comme au stade précédent.

Planche XII, figures 3, 4 et 5. Ces figures, dessinées d'après le vivant comme les figures 1 et 2, représentent l'ébauche sexuelle un peu plus avancée dans son développement. La cavité s'est étendue et, au côté opposé à l'insertion du cordon génital a apparu un sillon qui tend à diviser l'ébauche commune en deux lobes. La forme de ces lobes n'est pas parfaitement constante. Au sillon externe répond un repli interne de la paroi, divisant incomplètement la cavité primitive en deux cavités secondaires communiquant largement l'une avec l'autre. La paroi est considérablement épaissie au fond des deux culs de sac. Elle est réduite à un épithélium simple à l'extrémité effilée de l'organe (fig. 4). Le cordon génital présente la même constitution qu'aux stades précédents. Il est maintenant possible de le poursuivre jusqu'au cloaque. Il aboutit à l'épithélium cloacal et se continue avec lui.

Figure 6. Les deux lobes du stade précédent sont maintenant beaucoup plus complètement séparés l'un de l'autre : ils constituent deux organes distincts. L'un d'eux présente une cavité beaucoup plus étendue, de forme ovoïde; il se continue par son sommet avec le cordon génital. C'est l'appareil sexuel femelle. Il est placé immédiatement sous l'épiderme, dans le mésoblaste et est par conséquent plus externe que le second organe qui, lui, est plus profondément placé. Ce dernier constitue l'ébauche de l'appareil sexuel mâle. Il dépasse l'extrémité libre de l'appareil femelle; il était sous-divisé en trois lobules dans l'exemplaire que nous décrivons ici, ce qui est exceptionnel non seulement au point de vue du nombre, mais aussi en ce qui concerne la précocité de ces lobules. Ces trois lobules creux sont délimités par une paroi cellulaire épaissie au fond des culs de sac. La cavité de l'ébauche sexuelle mâle débouche, par un très large orifice, dans la cavité de l'appareil sexuel femelle. De sorte que, à ce stade encore comme aux stades précédents, il n'existe en fait qu'une cavité unique et commune pour les deux appareils.

La figure 7 représente un stade plus avancé du développement. L'ébauche sexuelle femelle ne s'est guère modifiée que dans sa forme et dans ses dimensions. Les rapports avec le cordon génital n'ont pas changé et ce dernier est toujours formé, comme aux stades précédents, d'une rangée unique de cellules fusiformes placées bout à bout.

L'ébauche de l'appareil sexuel mâle se constitue d'une dilatation terminale et d'un canal présentant, dans toute sa longueur le même diamètre. La dilatation terminale est vaguement bilobée. Sa paroi est formée de deux couches que l'on distingue très bien, même sur le vivant. La couche externe est formée de cellules plates; la couche interne de plusieurs assises adjacentes de cellules arrondies, peu adhérentes les unes aux autres. Les dimensions des cellules de cette seconde couche ne sont pas constantes. Les plus grandes sont d'habitude sous-jacentes à l'épithélium plat. L'on trouve fréquemment quelques unes de ces cellules librement suspendues dans la cavité de l'organe. Les cellules de cette couche interne constituent l'ébauche aux dépens de laquelle se développent les spermatogemmes. Ces grandes cellules sont des spermatomères ou même déjà en partie des spermatogonies.

Le canal qui part de la dilatation terminale, va s'ouvrir dans la vésicule sexuelle femelle. Sa paroi, formée d'une épithélium cubique assez épais se continue d'une part avec la couche épithéliale plate de la dilatation testiculaire; de l'autre avec l'épithélium plat de la vésicule sexuelle femelle. L'orifice sémilunaire du canal se voit de face dans la figure 7.

La différentiation de la paroi primitive de l'ébauche sexuelle mâle en deux couches, l'une externe épithéliale, l'autre interne spermatogène, est déjà accusée à des stades plus reculés du développement. Elle se voit surtout fort nettement dans des coupes réelles comme celles que nous avons représentées planche XVI, figure 6*a* et 6*b*. Ces figures se rapportent à un stade très jeune et proviennent d'un bourgeon chez lequel l'ébauche sexuelle était à peu près semblable à celle que nous avons représentée planche XII, figure 5. Les figures 6*a* et 6*b* (pl. XVI) qui représentent deux coupes successives de l'ébauche sexuelle montrent en *T* le lobe testiculaire en *O* le lobe ovarien. Une coupe à travers le lobe testiculaire rappelle singulièrement celle d'un spermatocyste de Vertébré, de Sélacien ou d'Amphibien par exemple. En ce qui concerne la Pérophore il n'est pas douteux que les cellules épithéliales périphériques et les cellules spermatogènes ne proviennent d'une seule et même espèce de cellules embryonnaires primitives. Le fait que l'épithélium plat du testicule se continue directement dans l'épithélium cubique du canal déférent (pl. XII, fig. 7 et 8) confirme pleinement cette opinion. Cet épithélium plat représente la couche folliculeuse d'un follicule ovarien. Seulement les cellules, au lieu d'envelopper individuellement chaque spermatomère et ses dérivés, entourent toute la masse spermatogène. Dans l'ovaire, au contraire, les cellules folliculeuses sont interposées au début entre les ovules primordiaux de l'épithélium germinatif.

La figure 8 représente un stade plus avancé du développement. La vésicule sexuelle femelle s'est transformée en un long boyau cylindrique qui, à une de ses extrémités, se continue avec le cordon génital. Celui-ci présente toujours la même constitution que précédemment ; seulement il est devenu beaucoup plus court. Le boyau sexuel femelle, par une de ses extrémités avoisine déjà la cavité cloacale.

Le boyau sexuel présente à considérer une cavité et une paroi. La cavité très étendue, close de toutes parts, sauf en un point, où elle reçoit le canal excréteur du testicule est occupée par un liquide clair et hyalin, dans lequel on ne distingue aucune trace d'éléments figurés.

La paroi formée par un épithélium plat très mince s'épaissit considérablement, au voisinage de l'extrémité du boyau, à laquelle nous donnerons le nom d'extrémité ovarienne; cette partie épaissie de l'épithélium se fait remarquer en ce qu'elle se constitue, tout au moins en partie, de cellules volumineuses à gros noyaux sphériques clairs. Il est facile de reconnaître dans ces cellules à gros noyaux vésiculeux des ovules primordiaux; la partie de la paroi qui les renferme est un véritable épithélium germinatif. Entre les ovules se voient de petits noyaux semblables à ceux des cellules plates. Ces noyaux appartiennent aux éléments interovulaires que nous appellerons les cellules folliculeuses de l'ovaire. (Voir plus loin le chapitre relatif à la structure de l'ovaire).

Il résulte clairement de l'examen de la figure 8 qu'une partie seulement de l'épithélium du boyau ovarien donne naissance à des ovules et l'étude des stades ultérieurs du développement confirme pleinement cette donnée. Nous donnons à cette partie de l'épithélium qui engendre les ovules le nom d'épithelium germinatif. Nous ferons remarquer dès à présent que l'épithélium germinatif affecte avec l'épithélium plat du reste du boyau ovarien des rapports analogues à ceux que l'on constate, chez l'embryon des Vertébrés, entre l'épithélium germinatif ou ovarien et l'épithélium péritonéal proprement dit.

Au stade dont nous nous occupons le testicule se constitue de deux lobes incomplètement séparés. Chacun d'eux, délimité par un épithélium folliculaire à cellules plates, présente une couche spermatogène fort épaisse. Dans la cavité testiculaire se voient quelques cellules libres, arrondies, à dimensions variables. Ces cellules sont semblables à celles de la couche spermatogène. Le canal déférent s'est beaucoup allongé; il est adjacent au boyau sexuel femelle et rampe à la face interne de ce dernier. Il s'ouvre à l'une de ses extrémités dans le boyau ovarien, non loin du point où celui-ci se continue avec le cordon génital. Les cavités des deux parties de l'appareil sexuel nous apparaissent donc encore à ce stade, aussi bien qu'aux stades précédents, comme des parties d'une seule et même cavité primitive. La paroi du canal déférent, formée par un épithélium cubique se continue d'un côté avec l'épithélium folliculaire du testicule, de l'autre, au niveau de son embouchure, avec l'épithélium plat de l'organe ovarien.

Nous indiquerons sommairement les modifications ultérieures de l'appareil; il est très facile de comprendre comment les dispositions réalisées chez le bourgeon arrivé à maturité (pl. XVI, fig. 4) procèdent de celles que nous venons de décrire.

Au fur et à mesure que le boyau ovarien s'allonge, le cordon génital se raccourcit; il n'en reste plus aucune trace au moment où le boyau en vient à s'accoler à l'épithélium du cloaque. Un orifice apparait alors entre les deux cavités.

Au moment où cet orifice apparait, l'embouchure du canal déférent s'est à tel point rapprochée de l'extrémité d'abord aveugle du boyau, que lorsque ce dernier se met en communication avec le cloaque l'orifice est en réalité commun au boyau ovarien et au canal déférent. Après que ce trou s'est élargi, les deux canaux accolés s'ouvrent l'un et l'autre dans le cloaque, au voisinage l'un de l'autre. Ces deux conduits adjacents sont généralement désignés, l'un sous le nom de canal déférent, l'autre sous le nom d'oviducte.

Chez la Pérophore il est fort difficile de trancher la question de savoir si le cordon génital intervient ou non dans l'accroissement de l'ébauche sexuelle commune. A tous les stades du développement la vésicule sexuelle primitive, aussi bien que l'ébauche subdivisée sont assez nettement séparées du cordon. C'est ce qui se voit aussi bien dans la figure 3 que dans la figure 8. L'on ne constate que très rarement un passage insensible de l'un à l'autre comme dans les figures 4 et 7; nous n'avons jamais observé une prolifération cellulaire à l'extrémité du cordon. Cependant des images comme celle que nous avons représentée figure 4 et surtout les faits constatés chez *Phallusia scabroïdes* nous portent à croire que l'extension de la portion excavée de l'ébauche se fait tout au moins partiellement aux dépens du cordon. Il est à remarquer du reste que la sphérule mésoblastique primitive et le cordon qui en part (fig. 1) constituent ensemble une seule et même ébauche et que le cordon aussi bien que la sphérule se forment aux dépens des mêmes cellules mésoblastiques libres, amenées par le courant sanguin entre la vésicule interne ou hypoblastique et la vésicule externe ou épiblastique du bourgeon à son début.

Le développement du testicule marche beaucoup plus rapidement que celui de l'ovaire; nous sommes en mesure de confirmer pleinement l'observation de Kowalevsky qui a vu que les spermatozoïdes mûrs remplissent déjà les lobes testiculaires aussi bien que le canal déférent, chez des bourgeons où l'ovaire est encore tout à fait rudimentaire. Les deux lobes testiculaires se séparent de plus en plus complètement l'un de l'autre; la couche spermatogène devient discontinue et se divise en deux portions qui gagnent respectivement les fonds des lobes devenus distincts Dans chacun d'eux l'on peut reconnaître alors une portion élargie et terminée en cul de sac, dans laquelle s'accomplit la spermatogénèse et une portion rétrécie, délimitée par une simple couche épithéliale qui se continue dans le canal déférent. Les deux lobes primaires se subdivisent à leur tour en lobes secondaires; mais le nombre total des lobules testiculaires reste toujours fort restreint (pl. XVI, fig. 4). Nous ne nous occuperons pas de la spermatogénèse dont les premières phases s'accomplissent en même temps que l'organe se décompose en lobules. La pérophore et en général toutes les Ascidies que nous avons examinées à ce point de vue, se prêtent mal à l'étude de cette question, à cause de la petitesse des éléments cellulaires.

Quant à l'ovaire il se constitue de l'ensemble des follicules qui se développent aux dépens de l'épithélium germinatif et des restes de ce dernier. Les ovules, au fur et à mesure qu'ils se développent proéminent de plus en plus dans le tissu conjonctif ambiant; entourés par un épithélium folliculaire, les œufs, nés dans l'épithélium, finissent par se trouver en dehors du boyau ou, si l'on veut, de l'oviducte. A ce point de vue les choses se passent ici exactement comme chez les Vertébrés : chez eux aussi les ovules nés dans l'épithélium ovarien descendent dans le stroma conjonctif sous-jacent. Mais tandis que chez les Vertébrés les follicules se séparent complètement de l'épithélium, chez la Pérophore et aussi, comme nous le verrons plus loin, chez la Claveline, où nous avons étudié de plus près l'ovogénèse, les follicules restent fixés par un pédicule épithélial creux, dont la cavité s'ouvre, dans la cavité de l'oviducte. L'épithélium du pédicule se continue avec l'épithélium folliculaire. Quand l'œuf est mûr ce pédicule s'élargit et l'œuf tombe dans la cavité de l'oviducte, tout comme chez un Vertébré, le follicule arrivé à maturité crève et rejette l'œuf dans la cavité péritonéale. Ce que l'on appelle l'ovaire de la Pérophore, c'est l'ensemble des follicules ovariens en voie de développement, l'épithélium germinatif qui les engendre et le tissu conjonctif richement vascularisé qui les réunit. L'oviducte se comporte ici vis-à-vis de l'ovaire, comme la cavité péritonéale à l'égard de l'ovaire d'un Vertébré.

§ II. Développement des organes sexuels chez « Phallusia scabroïdes. »

Il y a tant d'analogie entre le développement de l'appareil sexuel de cette Ascidie simple et celui de la Pérophore que nous pourrons décrire sommairement les phénomènes évolutifs des organes génitaux de la Phallusie scabroïde, après la description détaillée que nous avons donnée de la génèse de l'appareil sexuel chez la Pérophore. Nous avons tenu cependant à reproduire un certain nombre de figures relatives à une même période du développement, à cause des différences considérables que l'on observe entre individus de même âge.

L'ébauche sexuelle primitive est exactement constituée chez la Phallusie scabroïde, comme chez la Pérophore de Lister. La position et les rapports sont identiques dans les deux espèces. Dans le plus jeune stade montrant le début de l'ébauche sexuelle, celle-ci est formée par une petite accumulation triangulaire de cellules mésoblastiques, (pl. XIII, fig. 9) du sommet de laquelle part un cordon très grêle, formé par une rangée unique de cellules fusiformes. Ce cordon on peut le poursuivre jusqu'au cloaque; nous l'avons représenté dans toute sa longueur à un stade un peu plus avancé du développement (pl. XIV, fig. 1). Il accompagne l'intestin, décrit une courbe identique à la courbe intestinale et, comme le tube digestif, aboutit à l'épithélium du cloaque. Comme l'ébauche terminale triangulaire occupe la concavité de la première courbure de l'intestin, le cordon génital croise le canal excréteur de la glande intestinale. Une coupe transversale permet de reconnaître la position de l'ébauche sexuelle, dans la tunique interne, et ses rapports avec les organes voisins. Nous appellerons l'attention sur deux points. Les cellules de l'ébauche sexuelle sont identiques aux cellules mésoblastiques voisines; aucun caractère ne les différentie : elles sont pourvues les unes et les autres de prolongements protoplasmiques et ceci est vrai pour les cellules du cordon aussi bien que pour celles de l'organe terminal (pl. XIII, fig. 9).

Au voisinage de l'organe sexuel se voient des vésicules rénales à tout état de développement. Elles sont formées de petits amas de cellules mésoblastiques entre lesquelles a apparu une petite cavité. Quand, au stade suivant, une petite cavité aura apparu dans l'ébauche sexuelle d'abord pleine, celle-ci ressemblera beaucoup, si l'on fait abstraction de ses dimensions et de sa forme, aux vésicules rénales en voie de formation. Il y a lieu de faire observer cependant que, tandis que toutes les cellules mésoblastiques qui délimitent une cavité rénale s'aplatissent considérablement au point de prendre toute *l'apparence* de cellules endothéliales, l'épithélium de la vésicule sexuelle primitive reste beaucoup plus épais et l'on distingue même, au fond de la vésicule, plusieurs assises cellulaires (pl. XIII, fig. 1).

Le second stade du développement est caractérisé par l'apparition d'une cavité dans l'ébauche, d'abord pleine, de l'ovotestis (pl. XIII, fig. 1); les cellules périphériques ne montrent plus de prolongements protoplasmiques et leur caractère épithélial se dessine. Une autre modification importante s'est produite. L'ébauche d'abord indivise se montre constituée de deux parties inégales. L'une des deux, plus volumineuse présente l'apparence d'un vésicule; c'est elle qui se continue avec le cordon génital. La paroi de la vésicule ne présente pas les mêmes caractères dans toute son étendue. La partie qui avoisine le point d'insertion du cordon génital est toujours formée par un épithélium pavimenteux simple. La partie qui répond au fond de la vésicule est un épithélium stratifié dans lequel les contours cellulaires sont difficiles à distinguer. Cet épaississement de la paroi épithéliale est tantôt très considérable (fig. 1, 2 et 5), tantôt relativement peu marqué (fig. 3, 4, 6, 10 et 11). Dans le premier cas l'on y distingue parfois une cavité, qui parait séparée de la cavité principale de la vésicule (fig. 2), mais qui, en tous cas, les stades ultérieurs le montrent clairement, se confond bientôt avec la première.

L'autre partie de l'ébauche sexuelle, notablement plus petite que la première présente, à son début, des apparences fort diverses. C'est tantôt une sorte de bouton épithélial plein (fig, 1, 5 et 6), tantôt un cylindre légèrement renflé à son sommet, (fig. 6) tantôt un tube aveugle, à lumière très étroite s'ouvrant dans la cavité de la vésicule principale (fig. 2 et 3), tantôt enfin une vésicule très semblable à la vésicule principale, mais plus petite (fig. 7). Il est possible qu'il s'agit là de stades successifs du développement du même organe ; l'ébauche serait d'abord pleine; elle se creuserait ensuite d'une lumière étroite et se renflerait plus tard encore en une vésicule; il est possible aussi qu'il existe réellement des différences individuelles, très secondaires du reste, dans le mode de formation. Ce qui est certain c'est que les deux organes se développent aux dépens d'une ébauche commune, d'abord unique et indivise. Suivant que la vésicule sera plus ou moins développée au moment où l'autre organe commence à s'en séparer, le processus génétique aura l'apparence d'une division ou d'un bourgeonnement : il est indifférent, à l'essence du phénomène, que l'ébauche primitive soit pleine ou creuse.

Dans plusieurs des ébauches qui se rapportent au stade de développement que nous venons de décrire, l'on constate déjà que le cordon génital part du sommet d'un entonnoir dont la paroi est formée par des cellules d'apparence endothéliale. La base de cet entonnoir répond à la vésicule sexuelle principale et sa cavité n'est que la continuation de celle de la vésicule (fig. 1, 2, 4, 6 et 7). Ce même entonnoir se voit, dans des stades plus avancés, tantôt plus tantôt moins développé (pl. XIII, fig. 10 et 11 et pl. XIV, fig. 3 et 4). Il nous parait probable que cet entonnoir se développe aux dépens de la partie du cordon génital primitif qui avoisine immédiatement l'ovotestis; des stades comme ceux que nous avons représentés planche XIII, figures 6, 10 et 11, ne laissent guère de doute à cet égard et la première ébauche, telle qu'elle a été représentée figure 9, montre bien que cordon et dilatation terminale ne constituent qu'une seule et même formation originelle.

Le plus petit des deux lobes dont se constituent les ébauches figurées planche XIII, figures 1 à 7, 10 et 11 devient l'appareil sexuel mâle. Nous exposerons d'abord l'histoire de cette partie de l'ébauche génitale primitive pour reprendre ensuite l'étude de l'évolution des autres parties.

De même que les premiers stades du développement, de même les phases ultérieures présentent des variations individuelles assez étendues. Le plus souvent la vésicule testiculaire se développe dans une direction perpendiculaire à l'axe de l'appareil génital (pl. XIII, fig. 10 et 11, pl. XIV, fig. 4). Toujours située à la face interne de la vésicule sexuelle femelle, elle communique avec cette dernière par un large orifice tantôt circulaire, tantôt allongé dans le même sens que la vésicule elle-même. La paroi est plus mince au voisinage de l'orifice qu'au fond du cul-de-sac. Bientôt l'orifice se rétrécit et aux dépens de la vésicule testiculaire se constitue, au voisinage de cet orifice, un conduit assez étroit, l'ébauche du canal déférent (pl. XIV, fig. 4). La dilatation terminale est allongée dans le sens perpendiculaire à l'axe du canal déférent. Cette dilatation se retrécit à son milieu et tend à se diviser en deux lobes qui bientôt se subdivisent à leur tour en lobules et ainsi de suite (fig. 5). Au fond, la complication progressive de l'appareil s'accomplit ici exactement comme chez la Pérophore; mais tandis que chez cette dernière il ne se forme qu'un petit nombre de lobules testiculaires, quatre, cinq ou six, chez la Phallusie scabroïde il se forme un très grand nombre de lobules, toujours d'après le même processus, par subdivision de lobules antérieurs. De part et d'autre ce ne sont pas seulement les dilatations terminales, dans lesquelles se voit la couche spermatogène, qui naissent de la vésicule testiculaire primitive, mais aussi les conduits qui partent de ces dilatations terminales et qui se réunissent par voie dichotomique. C'est ce qui ressort avec évidence de l'examen comparatif des figures 4, 5, 6 et 7 de la planche XIV. Chez la Phallusie scabroïde, comme chez la Pérophore, une couche épithéliale folliculeuse délimite les lobules; elle se continue avec l'épithélium simple des conduits ramifiés. Le conduit excréteur définitif ou canal déférent, que nous avons vu naître de la même ébauche que la première dilatation testiculaire (pl. XIV, fig. 4), se fait remarquer par un épithélium cuboïde, tandis que ses branches de division ont un épithélium plat. Ce canal s'allonge progressivement, au fur et à mesure que s'étend le large canal partant de la vésicule ovarienne. Il s'ouvre toujours dans ce dernier canal, tout près de sa terminaison, non loin du point d'insertion du cordon génital, jusqu'au moment où s'établit la communication de ce boyau avec le cloaque.

La vésicule ovarienne, d'abord plus étendue que la vésicule testiculaire primitive (pl. XIV, fig. 4) ne s'accroit pas avec la même rapidité que l'organe mâle (fig. 5). D'abord arrondie elle prend bientôt un contour irrégulier (fig. 6); on constate alors que partout où se montre une saillie de la paroi, l'épithélium est considérablement plus épais que dans les points où le contour fait une rentrée. Les rentrées s'accusant de plus en plus, au fur et à mesure que le développement progresse, l'ovaire devient bientôt nettement lobulé. Les épaississements de l'épithélium siègent toujours et seulement dans les lobules (fig. 7). Déjà à des stades relativement reculés (fig. 6), on remarque dans les parties épaissies de l'épithélium des cellules à grands noyaux clairs, vésiculeux, qui présentent déjà tous les caractères d'ovules primordiaux. Ici donc, comme chez la Pérophore, nous pouvons distinguer dans le revêtement de la cavité ovarienne un épithélium germinatif et des portions d'épithélium dans lesquelles ne se forment point d'ovules.

Les premiers lobes se sous-divisent en lobules plus petits, qui se sous-divisent encore et la complication de l'organe ovarien, quoique se montrant plus tardivement que celle de l'organe testiculaire, suit en définitive une marche tout-à-fait semblable. Comme l'épithélium germinatif siège exclusivement dans le fond des lobules, il se constitue, aux dépens de la vésicule ovarienne primitivement unique et indivise, un organe en forme de grappe se composant d'une foule de vésicules ovariennes, pourvues chacune d'un petit canal excréteur. Ceux-ci aboutissent, après s'être réunis par voie dichotomique, au canal excréteur définitif, l'oviducte proprement dit. Le développement de follicules ovariens pédiculés se fait ici comme chez la Pérophore : à la face externe de chaque vésicule ovarienne s'insèrent, chez l'adulte, un certain nombre de follicules renfermant chacun un œuf en voie de développement.

Au début, testicule et ovaire siègent, comme chez la Pérophore adulte, dans la concavité de l'anse intestinale; mais bientôt l'appareil sexuel gagne le tube digestif, puis, s'étendant toujours dans le tissu conjonctif de la tunique interne, il dépasse cette limite, étend ses ramifications sur la face externe de l'intestin et finit par dépasser même le contour externe du tube digestif. Au début l'organe ovarien est externe par rapport au testicule; l'ovaire est sous-épidermique; le testicule siège plus profondément. Plus tard il se fait une sorte d'enchevêtrement des parties des deux organes.

Nous avons vu l'oviducte proprement dit naitre, sous la forme d'un entonnoir très court, au contact de la vésicule ovarienne proprement dite. Cet entonnoir s'étend (fig. 4) et devient bientôt un long boyau fermé au point où il se continue avec le cordon génital et ouvert, à son autre extrémité, dans la vésicule ovarienne primitive.

Au fur et à mesure que ce boyau cylindrique s'allonge et se rapproche du cloaque, le cordon génital se raccourcit; à la fin le cul de sac terminal du boyau arrive au contact immédiat de l'épithélium cloacal, contre lequel il s'applique; à ce moment il ne reste rien du cordon génital primitif. Un orifice s'établit bientôt dans la cloison de séparation entre le cloaque et l'oviducte; à ce moment l'oviducte et le canal déférent débouchent dans le cloaque par deux orifices distincts, voisins l'un de l'autre.

L'oviducte a toujours une position externe par rapport au canal déférent.

Nous devons appeler l'attention sur un point important. Ici, comme chez la Pérophore, le canal déférent s'ouvre dans l'oviducte en un point voisin de l'insertion du cordon génital, jusqu'au moment où l'un et l'autre vont déboucher dans le cloaque. Ce fait démontre la participation de la paroi de l'oviducte à l'accroissement du canal déférent. S'il en était autrement, si le canal déférent se formait par l'accroissement de l'ébauche que nous avons représentée figure 4 (pl. XIV), la position de l'orifice devrait rester la même. Or il n'en est pas ainsi : cet orifice s'éloigne progressivement des glandes génitales. Il en résulte que les canaux que l'on nomme oviducte et canal déférent se forment, au moins dans la plus grande partie de leur longueur, par le dédoublement d'un boyau unique qui, lui, procède du cordon génital. Il en est donc des conduits comme des organes sexuels eux mêmes : les ébauches primitives se dédoublent en une ébauche mâle et une ébauche femelle, ovaire et testicule d'une part, oviducte et canal déférent de l'autre : de même que dans l'ébauche terminale d'abord pleine nait une cavité commune au testicule et à l'ovaire, qui se subdivise ensuite, de même dans le cordon d'abord plein apparait un large canal qui se subdivise en oviducte et canal déférent. Tout ceci confirme donc l'opinion que nous avons exprimée quant à l'unité de l'ébauche primitive : cordon et dilatation terminale constituent une seule et même formation. L'ensemble des cavités de l'appareil sexuel mâle et de l'appareil femelle représentent virtuellement une seule et même cavité qui se subdivise secondairement. Ce qui prouve bien encore que les canaux définitifs n'ont pas une autre signification que les vésicules terminales primitives, c'est que tout l'appareil des canaux secondaires ramifiés nait, pour les deux appareils, des vésicules sexuelles et non pas des canaux qni en partent. Nous ferons remarquer encore, que chez la Pérophore, comme chez la Phallusie scabroïde, les cellules constitutives du cordon génital sont, comme les élements de la dilatation terminale, ébauche commune du testicule et de l'ovaire, de simples cellules mésoblastiques, semblables dans les deux parties de l'ébauche. *Toutes les parties constitutives des deux appareils sexuels naissent donc d'une seule et unique formation embryonnaire. Toutes les cavités de ces deux appareils, sont des parties secondairement séparées d'une seule et unique cavité primitive.*

§ III. Développement de l'appareil sexuel chez la Claveline de Risso.

Nous avons représenté planche XI, figure 1 à 12, une série de coupes d'un jeune bourgeon de Claveline. Nous avons décrit plus haut, en nous fondant tout au moins en partie sur l'étude de ce bourgeon, la genèse des cavités péribranchiales, du tube épicardique, du sac péricardique et du cœur. Nous y revenons pour faire connaître la constitution de l'ébauche sexuelle de ce bourgeon. Des coupes de cet organe embryonnaire se voient en *O*, *T*, dans les figures 9, 10 et 11. Il est formé par une vésicule creuse dont le fond a été intéressé par la coupe 39 (fig. 11), le milieu par la coupe 36 (fig. 10) et ses voisines et dont l'extrémité antérieure se voit dans la coupe 34 (fig. 9). A la place occupée dans les coupes suivantes par l'organe vésiculeux dont nous venons de parler, l'on distingue dans la coupe 31 (fig. 8), deux cellules (*C*, *G*) qui sont probablement la continuation en avant de l'ébauche sexuelle.

L'on comprendra facilement qu'il ne soit pas possible de distinguer, sur des coupes transversales, les sections d'un cordon formé par une seule série de cellules fusiformes, alors que ces cellules présentent d'ailleurs des caractères identiques à ceux qu'affectent les cellules du mésoblaste ambiant. Mais l'on ne peut douter que l'extrémité antérieure de la vésicule sexuelle ne se continue, chez la Claveline comme chez la Phallusie scabroïde et chez la Pérophore, en un cordon génital plein. L'on remarquera l'extrême analogie qui se montre ici, comme dans les genres que nous venons de citer, entre les cellules de l'ébauche sexuelle et les cellules mésoblastiques voisines. C'est ce qui se voit surtout très bien dans la préparation représentée figure 11.

Les connaissances, que nous avons acquises par l'examen des formes antérieurement étudiées, nous permettent de reconnaître dans l'ébauche sexuelle, que nous venons de décrire chez la Claveline, la seconde phase du développement de l'appareil sexuel, caractérisée par l'apparition d'une cavité dans une sphérule cellulaire d'abord pleine.

Nous appellerons seulement l'attention sur la position de cette ébauche. Elle est médiane et symétrique, sous-jacente au système nerveux, et, placée au-dessus du tube digestif; elle occupe vis-à-vis de l'embouchure de la glande intestinale les mêmes rapports que chez la Pérophore (voir fig. 9 et 10). Sous le tube digestif, plus particulièrement sous l'œsophage et l'estomac, se trouvent placés le tube épicardique et le cœur.

Nous ferons encore observer que le système nerveux central (cordon ganglionnaire viscéral) s'étend en arrière plus loin que l'ébauche sexuelle, comme le montre bien la figure 12. Cette figure représente la coupe 43. A partir de la 46^e on ne trouve plus aucun indice du cordon nerveux. Son extrémité postérieure dépasse donc en arrière le fond du tube digestif et répond à peu près à l'extrémité postérieure du cœur.

Un stade un peu plus avancé de l'ébauche sexuelle nous est offert par le bourgeon dont quelques coupes ont été représentées, à un faible grossissement, planche XV, figure 1 à 7. La vésicule sexuelle est sous-jacente au cordon nerveux; celui-ci est accolé et encore en partie confondu avec l'épiblaste, dans les figures 3, 4 et 5. Les figures 6 et 7 montrent que le cordon nerveux dépasse en arrière le fond de la vésicule sexuelle représentée figure 5. Les figures 1 et 2 montrent le cordon génital sous-jacent au système nerveux. Il se présente sous l'apparence d'un petit corps assez réfringent. En examinant la série des coupes il est facile de voir qu'il se continue en arrière avec la vésicule sexuelle.

Les figures 8, 9 et 10 représentent à un plus fort grossissement trois coupes de l'ébauche sexuelle dans ses rapports avec le système nerveux. La figure 8 représente l'ébauche sexuelle près de son extrémité antérieure; la figure 9 vers son milieu; la figure 10 montre le fond de la vésicule. La figure 9 nous montre dans la paroi de la vésicule sexuelle trois épaississements : un médian et deux latéraux. La même image se montre sur les coupes voisines de celle que nous avons représentée. Nous donnerons à ces épaississements les noms de bourrelet médian et de bourrelets latéraux.

Des coupes de l'ébauche sexuelle d'un bourgeon un peu plus avancé ont été représentées planche XV, figure 11, 12 et 13. Ces figures montrent en *S. N.* le cordon ganglionnaire viscéral, plus complètement séparé de l'épiblaste qu'aux stades précédents.

Sous ce cordon l'ébauche sexuelle *O. T.* La vésicule a pris un développement beaucoup plus considérable ; sa cavité s'est étendue. Le bourrelet médian s'est séparé de la paroi de la vésicule ; une cavité y a apparu. En suivant la série des coupes l'on constate sans peine que le bourrelet médian est devenu un diverticule de la vésicule principale. Sa cavité s'ouvre en avant dans la grande vésicule ; elle se termine en cul de sac en arrière. La figure 12, qui intéresse la vésicule près de son extrémité antérieure, montre que, en avant de son embouchure, le diverticule se continue dans un épaississement du plancher de la vésicule principale. Celle-ci est fermée à ses deux bouts : son extrémité antérieure a été représentée figure 11. Les bourrelets latéraux de la vésicule principale présentent les mêmes caractères qu'au stade précédent.

Si nous nous en rapportons à ce que nous savons de la Pérophore et de la Phallusie scabroïde, il est facile de reconnaître dans la vésicule principale l'ébauche de l'ovaire, dans ses bourrelets latéraux le futur épithélium germinatif. Le diverticule secondaire, né du plancher de la vésicule principale, est le premier rudiment de l'organe testiculaire. Il apparaît ici sous la forme d'un épaississement de la paroi de la vésicule primitive; chez la scabroïde aussi il se présente parfois au début avec l'apparence d'un simple bourgeon plein. La position relative des ébauches mâle et femelle, leurs rapports avec les organes voisins, épiderme, tube digestif, glande intestinale, sont les mêmes dans les trois genres.

Nous n'avons pas cru devoir décrire et figurer ici les stades ultérieurs du développement de ces ébauches ; nous aurions du répéter ce que nous avons décrit à propos de la Pérophore et de la Scabroïde, à quelques différences de détail près. L'organe testiculaire devient lobulé, comme dans les formes précédentes ; la vésicule femelle se prolonge en un long boyau, qui s'étend progressivement jusqu'au cloaque, pour s'ouvrir enfin dans la cavité cloacale. Le canal déférent sous-jacent à ce boyau accompagne ce dernier jusqu'à sa terminaison. Il débouche dans le boyau, tant que celui-ci n'a pas atteint le cloaque ; après il s'ouvre directement dans cette dernière cavité. Chez la Claveline, pas plus que chez la Pérophore, il ne se développe jamais de lobules ovariens. L'ovaire ne devient jamais une glande en grappe comme chez la Scabroïde. L'épithélium germinatif occupe toujours, même chez l'adulte, les faces latérales droite et gauche du boyau sexuel femelle, mais seulement au voisinage de l'extrémité de l'organe : le reste de la cavité du boyau est délimité par un épithélium plat. Chez l'adulte, des follicules pédiculés se sont développés aux dépens de chacune des deux bandes d'épithélium germinatif. Ces follicules, appendus aux parois du boyau sexuel, proéminent dans le tissu conjonctif ambiant (pl. XV, fig. 14).

L'ovaire de la Claveline est donc constitué comme celui de la Pérophore. Nous ignorons si, chez cette dernière, il existe, comme chez la Claveline, deux bandes d'épithélium germinatif ; mais dans l'un comme dans l'autre genre l'ovaire présente des caractères plus primitifs, plus embryonnaires que chez les Phallusies. Il ne constitue pas un organe lobulé. Il forme avec l'oviducte une cavité unique et indivise, partiellement délimitée par un épithélium germinatif. Les ovules, nés dans l'épaisseur de cet épithélium et entourés par une couche de cellules plates qu'ils entrainent avec eux, s'engagent dans le tissu conjonctif ambiant, pour former des follicules, dont ils remplissent complètement la cavité. En définitive l'organe sexuel femelle d'une Pérophore ou d'une Claveline n'est autre chose qu'une vésicule embryonnaire considérablement étendue, dont la paroi épithéliale produit, en certains points, des follicules ovariens.

IV. De l'Ovogénèse chez la Claveline.

Une coupe transversale du corps de la Claveline adulte, faite au niveau de l'estomac, intéresse à la fois les deux appareils sexuels, la portion ascendante et la portion descendante du tube digestif, le tube épicardique et le cœur. Si l'on compare cette coupe à une section transversale faite au même niveau, chez un jeune bourgeon (pl. XI, fig. 9), l'on constate immédiatement que la position relative des organes est restée ce qu'elle était précédemment : d'un coté du tube digestif se voient les organes cardiaques, de l'autre les organes sexuels, l'ovaire plus près de l'épiderme, les lobules testiculaires entre l'ovaire et les organes digestifs. Si l'on oriente la coupe de l'adulte par rapport à celle de l'embryon, l'on voit que l'ovaire est resté chez l'adulte, ce qu'il était chez le jeune bourgeon, un organe médian, que le plan de symétrie du corps divise en deux moitiés semblables. Nous avons représenté une coupe transversale de l'organe ovarien de l'adulte, planche XV, figure 14.

L'on distingue en *C* une très large cavité, dont la section présente la forme d'un T. L'épithélium qui délimite cette cavité diffère suivant qu'on le considère dans la branche verticale ou dans les branches transversales du T. La partie verticale, dont les parois latérales sont irrégulièrement plissées, est délimitée par un épithélium plat, pavimenteux simple. A l'origine des branches transversales cet épithélium passe insensiblement à un épithélium très épais, dans lequel l'on distingue des ovules primordiaux, d'autant plus volumineux qu'ils siègent plus près des extrémités des deux branches. C'est ce que l'on distingue mieux encore dans la figure 14*bis* qui représente, à un plus fort grossissement, la partie germinative de l'ovaire, d'après une autre coupe.

Les plus petits ovules sont logés dans l'épaisseur de l'épithélium ; au fur et à mesure qu'ils grossissent ils font de plus en plus fortement saillie dans le tissu conjonctivo-vasculaire ambiant. Il existe donc une bande d'épithélium germinatif dans chaque moitié de l'organe ovarien; elle occupe le plancher de cette partie de la cavité qui répond aux branches transversales du T. A la voûte de cette même cavité se voit au contraire un épithélium cylindrique, formé de cellules faisant inégalement saillie dans l'espace, qui se continue directement en avant dans l'oviducte très large chez la Claveline. La hauteur de cet épithélium cylindrique décroit d'ailleurs insensiblement de dehors en dedans : il devient extrêmement mince sur la ligne médiane. Cet épithélium cylindrique s'étend dans des canaux qui s'ouvrent dans la cavité de l'ovaire et leur constitue une paroi épaisse. Quelques uns de ces canaux apparaissent, dans la coupe (fig. 14), comme de simples culs de sacs dépendant de la paroi ovarienne; d'autres, de longueur d'ailleurs très variable, aboutissent à des follicules ovariens, auxquels ils constituent des sortes de pédicules, dont la longueur est en rapport direct avec le volume des œufs que ces follicules renferment.

A côté de quelques follicules pédiculés on en voit un grand nombre d'autres qui paraissent dépourvus de pédicules, ou dont les pédicules semblent être sans aucun lien avec la paroi de la cavité ovarienne. Ces follicules ont des dimensions extrêmement variables.

En examinant la série des coupes successives, l'on constate que toutes présentent les mêmes particularités et il est facile de voir, si l'on porte son attention sur les sections successives d'un même follicule, que tous les follicules logés dans le tissu conjonctif sont pédiculés. Les culs de sacs comme celui que nous avons représenté figure 14, *p'*, ne sont autre chose que des pédicules qui, étant dirigés obliquement, ont été sectionnés près de leur base, sans que le follicule qu'ils portent à leur extrémité ait été intéressé par la coupe.

Les bandes d'épithélium germinatif sont complètement séparées l'une de l'autre dans toute la longueur de l'ovaire. Celui-ci se termine en cul de sac et la paroi du cul de sac est formée par un épithélium plat, identique à celui que nous avons signalé dans la branche verticale du T (fig. 14). D'autre part la cavité de l'ovaire se continue dans l'oviducte, sans se rétrécir; mais de ce côté aussi la cavité est délimitée de toutes parts par un épithélium pavimenteux simple. Là où cesse l'épithélium germinatif se termine aussi la couche d'épithélium cylindrique qui, dans la région ovarienne, siège à la voûte de la cavité. Vers les deux extrémités de l'organe ovarien les interruptions médianes de l'épithélium cylindrique gagnent progressivement en largeur, et, au fur et à mesure que la bande d'épithélium germinatif se rétrécit, l'épithélium pavimenteux simple s'étend.

Il existe donc deux lieux de formation pour les ovules, l'un à droite, l'autre à gauche; deux groupes de follicules ovariens en rapport avec les deux bandes d'épithélium germinatif et, de même que chez un Vertébré on admet l'existence de deux ovaires, répondant aux deux bourrelets génitaux de l'embryon, l'on est autorisé à dire que l'ovaire de la Claveline est double : il existe un ovaire droit et un ovaire gauche comprenant chacun une bande d'épithélium germinatif, un groupe de follicules qui en dépendent et en dérivent, enfin, le tissu conjonctivo-vasculaire interposé entre ces follicules.

Ce que nous avons appelé la cavité de l'ovaire n'est que la continuation en arrière du large boyau qui sert à éconduire les œufs; les œufs mûrs tombent dans cette cavité de la même manière que, chez un Vertébré, ils tombent dans la cavité abdominale. De même que, chez un Vertébré, l'existence d'une cavité commune pour les deux ovaires n'autorise nullement à dire qu'il n'existe qu'un seul ovaire, de même le fait que chez la Claveline, la cavité qui sert à éconduire les œufs est unique, ne permet pas de douter de la dualité de l'organe ovarien.

L'épithélium germinatif se montre constitué de deux sortes de cellules : les unes, plus volumineuses, arrondies de toutes parts, se font remarquer par leurs énormes noyaux clairs, sphériques, pourvus d'un gros corpuscule chromatique; les autres, interposées entre les premières, moulées sur elles, ont de petits noyaux arrondis ou ovalaires, ne montrant aucun corpuscule chromatique bien apparent. Les premières sont des ovules primordiaux; les autres des cellules folliculeuses. Dans la région où l'épithélium germinatif passe à l'épithélium plat, il est difficile de distinguer deux sortes de cellules.

Cet épithélium germinatif, qui présente des contours bien réguliers, se continue en dehors dans une série de jeunes follicules juxtaposés, se comprimant mutuellement, et dont la les dimensions sont d'autant plus considérables qu'ils sont plus éloignés du plan médian. Les plus jeunes d'entre eux, dont il est difficile de dire s'ils siègent encore dans l'épithélium germinatif, ou s'ils s'en sont séparés (fig. 14 à droite et fig. 14*bis*), sont en tous cas adjacents les uns aux autres, sans interposition de substance conjonctive. Cependant ils proéminent, chacun individuellement, dans le tissu conjonctif ambiant; et l'on voit, autour de chaque œuf, une ou un petit nombre de cellules plates, appliquées sur cette partie de la surface ovulaire qui proémine dans le tissu conjonctif. Ces cellules, fusiformes à la coupe, sont très étendues : dans les plus jeunes follicules une cellule recouvre parfois à elle seule le quart de la circonférence de l'œuf. Ces cellules plates, dont le nombre augmente avec le volume de l'œuf, ont des noyaux identiques à ceux des cellules qui, dans l'épithélium germinatif, sont interposées entre les ovules primordiaux. Elles n'en diffèrent que par des dimensions plus considérables et ne s'en distinguent pas plus, que les ovules des follicules jeunes ne diffèrent des ovules primordiaux logés dans l'épaisseur de l'épithélium germinatif. Il est de toute évidence qu'un jeune follicule n'est qu'une partie individualisée de l'épithélium germinatif. Les cellules, qui recouvrent l'hémisphère ovulaire tourné vers la cavité ovarienne, sont plus nombreuses et moins étendues. De ce côté l'épithélium périovulaire est plus épais (fig. 14 et 14*bis*).

La génèse du follicule résulte du gonflement des ovules primordiaux; en même temps qu'ils augmentent de volume, les ovules font de plus en plus saillie dans le tissu conjonctif et les cellules primitivement interposées entre les ovules, moulées sur ces ovules, sont entrainées par eux, s'aplatissent à leur surface et se fônt reconnaître bientôt comme cellules folliculeuses. Comme l'ovule en se développant proémine de plus en plus en dehors, au lieu de faire saillie dans la cavité de l'ovaire, les cellules épithéliales s'aplatissent moins du côté de la cavité et elles donnent naissance, au contact de la cavité ovarienne, à un épithélium relativement épais. Le tissu conjonctif finit par s'immiscer non seulement entre les jeunes follicules voisins, mais même entre eux et l'épithélium épaissi qui les séparait, au début, de la cavité de l'ovaire. C'est ce qui se voit, figure 14*bis*, en ce qui concerne les follicules f'' et f'''. Les faits que nous venons d'indiquer font comprendre comment se forme l'épithélium cylindrique de la voûte ovarienne et celui des pédicules folliculaires.

Le vitellus de ces jeunes ovules est finement et uniformément ponctué; son aspect et sa coloration sont uniformes. On n'y voit aucun élément formé, aucun corpuscule chromophyle, rien qui ressemble ni à un corps cellulaire, ni à un noyau de cellule. Dans tous les ovules indistinctement existe une grande vésicule germinative, régulièrement arrondie, présentant un double contour et des traînées de granulations peu colorées, vaguement réticulées; un gros corps chromatique vivement coloré, homogène, au moins en apparence et dépourvu de vacuole, siège excentriquement dans son intérieur, sans jamais être cependant adjacent à la membrane nucléaire. Ce corpuscule germinatif est entouré d'une auréole claire, dépourvue de granules. Dans aucun ovule primordial, dans aucun follicule, nous n'avons rien vu qui put faire supposer une génèse de cellules intra-ovulaires : ni au contact de la vésicule germinative, ni en aucun autre point du vitellus nous n'avons pu distinguer rien qui ressemblât ni à une cellule, ni à un noyau, rien qui rappelât les extroflexions de la membrane nucléaire décrites et figurées par Fol; rien non plus, dans la vésicule germinative, qui pût être interprété comme nucléoles accessoires (Roule). Il n'existe jamais dans la vésicule germinative qu'un seul corps chromatique. Certes il se présente des images douteuses, où l'on voit de véritables noyaux se projeter sur le vitellus ovulaire (fig. 14 *fn*); mais il est toujours possible, en suivant la série des coupes, de constater que jamais ce fait ne se présente que lorsque l'ovule a été coupé plus ou moins tangentiellement.

Chaque fois que l'on a sous les yeux une coupe bien méridienne, l'on ne distingue de noyaux qu'autour de l'ovule, jamais dans le vitellus et ceci est vrai pour tous les stades du développement, pour les ovules primordiaux comme pour les œufs mûrs. Nous tenons nos préparations à la disposition de tous ceux qui nous exprimeront le désir de les examiner.

Le nombre des cellules folliculeuses augmente avec le volume de l'ovisac; au début ces cellules sont très étendues et fort peu nombreuses. Comment se multiplient-elles? Nul doute qu'elles ne se divisent. Nous avons rencontré çà et là des figures karyokinétiques manifestes. Certes elles sont peu nombreuses; mais s'il fallait conclure de là que ces cellules ne procèdent pas les unes des autres, il faudrait en dire autant des éléments constitutifs des tissus chez le bourgeon et chez la larve. Dans tout le bourgeon dont nous avons représenté une série de coupes planche XI, nous n'avons pas rencontré un seul noyau en karyokinèse. Nous pourrions en dire autant de plus d'une larve.

Il résulte de ce qui précède que l'épithélium folliculaire de la Claveline de Risso procède, comme l'ovule qu'il renferme, des éléments cellulaires déjà différentiés dans l'épithélium germinatif; il ne nait chez cette espèce aucune cellule intraovulaire : les cellules folliculeuses sont préformées dans l'épithélium germinatif tout aussi bien que les ovules.

Le jeune follicule est délimité extérieurement par un contour uniforme et régulier, beaucoup plus apparent que la ligne qui sépare l'ovule des cellules folliculeuses appliquées à sa surface (fig. 14*bis* f'''); il est possible que l'épithélium folliculaire comme l'épithélium germinatif repose sur une membrane sans structure. L'épithélium folliculaire est formé au début d'une seule assise de cellules, fusiformes à la coupe. Mais bientôt l'on remarque çà et là quelques cellules plus saillantes dans le vitellus; elles présentent d'ailleurs des caractères de forme et de structure identiques à ceux des cellules plus superficiellement placées. En certains points de la surface de l'œuf il apparait manifestement deux assises cellulaires, séparées l'une de l'autre par un contour foncé, légèrement sinueux, ondulé, tantôt plus rapproché, tantôt plus éloigné de la surface du follicule (fig. 14*bis*, f^{IV}). Au fur et à mesure que le follicule grandit, la ligne de séparation entre les deux assises cellulaires devient plus apparente et en même temps plus régulièrement circulaire (fig. 14*bis*, f^{V}). En même temps les caractères des éléments se modifient dans les cellules des deux assises. Les cellules de la couche externe, en même temps qu'elles deviennent plus nombreuses, perdent l'apparence fusiforme qu'elles affectaient; elles deviennent plutôt cuboïdes ou tout au moins elles ne montrent plus d'épaississement au niveau du noyau. La couche prend une épaisseur uniforme sur tout le pourtour du follicule.

Les cellules de l'assise interne ne deviennent pas seulement plus nombreuses; elles grossissent, font plus fortement saillie dans le vitellus qu'elles dépriment et deviennent hémisphériques ou même globuleuses. Leur contour devient très peu apparent; elles acquièrent le même indice de réfraction à peu près que le vitellus ovulaire. Par contre, leurs noyaux sphériques ou ovoïdes restent on ne peut plus distincts; ils conservent les mêmes caractères que ceux des cellules externes, se colorant de la même manière et présentant les mêmes détails de structure. On n'en trouve que dans la portion la plus externe du vitellus, jamais la moindre trace dans la profondeur de l'œuf.

En même temps que ces modifications se produisent dans le revêtement cellulaire des œufs, les caractères du vitellus changent et la vésicule germinative se transforme (fig. 14). Dans les follicules les plus avancés (fig. 14 f^{III}) l'œuf, prêt à être évacué dans la cavité de l'oviducte, n'occupe plus qu'incomplètement la cavité du follicule. Il a pris une forme sphérique parfaitement régulière; son vitellus présente une structure toute différente de celle de l'œuf en voie de développement; au lieu de la vésicule germinative on trouve près de la surface une figure pseudokaryokinétique. Dans un espace assez étendu qui règne entre la surface de l'œuf et une enveloppe ovulaire (*e. o*) se voient les corpules du test, qui ne sont que les cellules de l'assise interne dont nous avons parlé plus haut. Le caractère cellulaire de ces éléments ne résulte pas seulement de l'étude de leur génèse; il ressort avec évidence d'un examen attentif de leurs caractères. Chaque élément présente un noyau de cellule des mieux caractérisés. Ces cellules ont notablement grandi pendant la dernière période de l'évolution du follicule.

L'enveloppe ovulaire présente exactement la même apparence que la paroi du follicule qui, elle, se continue avec la paroi du pédicule folliculaire (*f*v). Les cellules de l'assise cellulaire externe du stade précédent revêtent en partie la face externe de la membrane ovulaire, en partie la face interne de la membrane folliculeuse. Entre les deux couches se voit une fente étroite qui, par l'intermédiaire du pédicule folliculaire, communique avec la cavité de l'ovaire. Ces cellules adhérentes à la membrane ovulaire sont manifestement homologues aux cellules spumeuses, parfois développées en longues papilles, de beaucoup d'Ascidies simples. Elles répondent à la couche que Fol appelle spumeuse ou papillaire. Une couche cellulaire adjacente à la face interne de la membrane anhyste du follicule a été pour la première fois bien décrite par Fol; elle a été reconnue par lui comme constituant autour du follicule mûr une enveloppe particulière.

Il résulte de l'exposé qui précède : 1° Que chez la Claveline de Risso l'épithélium folliculaire primitif procède exclusivement des cellules folliculeuses de l'épithélium germinatif.

2° Que cet épithélium primitif se résoud en deux assises secondaires; l'une, interne, répond à la couche du testa, l'autre externe est ce que nous appelons l'*épithélium folliculaire secondaire*. Les éléments du testa sont des cellules, qui dérivent exclusivement des cellules folliculeuses primitives. Elles ne sont jamais entièrement plongées dans le vitellus, mais seulement saillantes dans la substance de l'œuf.

3° L'épithélium folliculaire secondaire se subdivise, au moment où l'œuf arrive à sa maturité, en deux nouvelles assises cellulaires : l'interne adhérente à la membrane ovulaire devient la couche spumeuse de l'œuf pondu; l'externe reste en place, à la face interne de la membrane anhyste du follicule.

4° L'enveloppe ovulaire anhyste qui prend naissance après la subdivision de l'épithélium primitif du follicule en deux assises adjacentes ne peut être une production de l'ovule : elle procède de l'épithélium folliculaire. Elle a le même aspect que la membrane anhyste du follicule, qui se continue sur le pédicule folliculaire et jusque sous l'épithélium ovarien. Cette dernière a probablement la valeur d'une membrane basale. Elle n'est certainement pas formée de cellules endothéliales. Les membranes qui entourent l'œuf mûr dans le follicule sont donc au nombre de cinq; la couche du testa, l'enveloppe ovulaire anhyste, l'épithélium interne du follicule, l'épithélium externe du follicule, la membrane anhyste du follicule. Toutes dérivent de l'épithélium folliculaire primitif.

5° L'épithélium qui constitue la paroi des pédicules folliculaires se développe aux dépens de cellules épithéliales de l'épithélium germinatif. L'épithélium cylindrique que l'on observe à la voûte de la cavité ovarienne procède lui aussi de l'épithélium germinatif. L'on pourrait dire qu'il est un reste de l'épithélium germinatif épuisé. Ce sont toujours et exclusivement les portions les plus externes des bandes germinatives qui engendrent de nouveaux follicules. Une portion différentiée de cet épithélium ne peut produire au maximum qu'un nombre de follicules équivalent au nombre des ovules primordiaux qu'il renferme. Cette portion devient incapable de produire ultérieurement de nouveaux ovules et se transforme, après avoir engendré ses follicules, en épithélium cylindrique. Il est probable qu'au fur et à mesure qu'il se produit de dedans en dehors de nouvelles poussées de follicules, l'ancien épithélium cylindrique entre en dégénérescence.

Il ressort de l'étude que nous avons faite du développement de l'appareil sexuel femelle chez divers Ascidiens, aussi bien que de la connaissance des faits relatifs à la structure de l'ovaire et à l'ovogenèse chez la Claveline, que toute l'histoire de la formation des follicules ovariens de ces Tuniciers rappelle singulièrement les faits généralement admis aujourd'hui concernant l'ovogenèse chez les Vertébrés. Si l'on admet que la cavité commune de l'ovaire et de l'oviducte d'une Claveline ou d'une Pérophore est homologue à la cavité péritonéale d'un Vertébré, qu'elle représente, comme cette dernière, une portion d'enterocèle, il y a non seulement une remarquable analogie, mais une identité complète en ce qui concerne les dispositions anatomiques et les processus évolutifs entre les Tuniciers et les Vertébrés.

Jusqu'à quel point l'on est autorisé à comparer la cavité de l'appareil sexuel femelle d'une Claveline à la cavité péritonéale d'un Amphioxus ou d'un Cyclostome, c'est là une question que nous discuterons plus loin. Nous nous bornerons pour le moment à faire remarquer que l'idée que l'on se faisait de l'ovaire des Ascidiens, une simple glande en grappe pour les uns, un système de cavités lymphatiques pour d'autres, cadre mal avec les dispositions anatomiques réalisées chez la Claveline : la Claveline possède manifestement deux ovaires l'un droit, l'autre gauche. L'ébauche primitive se modifie profondément dans le cours du développement chez la Phallusie Scabroïde, et de la même manière probablement chez toutes les Phallusies. Chez les Molgulides il existe généralement deux organes ovariens complètement séparés l'un de l'autre, probablement homologues aux deux ovaires de la Claveline. Chez les Cynthiadés, l'ébauche primitive se fragmente selon toute apparence, en un grand nombre d'organes distincts. L'étude du développement de l'appareil sexuel, chez des représentants des différentes familles, pourra seule nous éclairer définitivement sur la manière, dont il faut rattacher les unes aux autres, les diverses dispositions réalisées par l'appareil sexuel dans le groupe des Ascidiens. Pour des raisons que nous exposerons plus loin, nous pensons que les Clavelines représentent la plus primitive de toutes les formes actuellement connues du groupe des Ascidiens, la forme chez laquelle les dispositions ancestrales sont le plus complètement conservées. Nous pensons donc que l'existence de deux ovaires l'un droit, l'autre gauche, déversant leurs produits dans une large cavité commune, unique et médiane, représente la forme typique et originelle de l'appareil sexuel femelle des Tuniciers; que cet ovaire double, avec sa cavité commune, s'est transformé secondairement en un organe lobulé, d'apparence très complexe chez les Phallusiadés; que les deux moitiés se sont séparées l'une de l'autre à la suite du dédoublement de la cavité commune, chez les Molgulides; que l'ébauche s'est irrégulièrement fragmentée en un nombre variable de parties disséminées dans l'épaisseur de la tunique interne chez les Cynthiadés.

Quoiqu'il en soit de la justesse de cette opinion, il est certain que, chez la Claveline, les follicules ovariens procèdent d'un épithélium germinatif, que l'épithélium des follicules se forme aux dépens des cellules folliculeuses de cet épithélium; que les processus de l'ovogénèse sont, chez la Claveline, de tous points semblables au mode de développement des follicules ovariens des Vertébrés.

Nos observations ne concordent pas, en ce qui concerne l'origine des cellules folliculeuses, avec les résultats des recherches récentes de Fol (39), de Sabatier (40) et de Roule (41). Ces trois auteurs sont d'accord, pour faire naître de l'ovule lui même les cellules épithéliales du follicule. Leurs observations ont porté sur des espèces très diverses d'Ascidies simples, voire même sur la Claveline; cependant c'est surtout la *Ciona intestinalis* qui a été l'objet de prédilection pour ces recherches. Des divergences d'opinions séparent cependant ces auteurs quant aux détails du processus qui amène la formation de ces cellules intra-ovulaires. Tandis que Fol et Roule font intervenir, de façon fort différente d'ailleurs, la vésicule germinative de l'œuf dans la formation des noyaux des cellules folliculeuses, Sabatier nie formellement toute participation de la vésicule germinative et pour lui, les cellules folliculeuses dériveraient exclusivement du vitellus ovulaire.

Il nous parait superflu de faire ici un exposé détaillé des différences entre les observations de Fol, de Sabatier et de Roule, sur la génèse des cellules folliculeuses; nous nous bornerons à répéter ici que rien, dans nos observations sur la Claveline, ne nous autorise à penser que l'ovule joue un rôle quelconque dans la formation des cellules épithéliales du follicule ovarien. Si nous en étions réduits à constater seulement ce résultat négatif, si nous n'étions pas éclairés sur l'origine des cellules folliculeuses, nous serions autorisés à penser que d'autres méthodes de préparation nous auraient conduit aux mêmes conclusions que ces auteurs. Il n'en est pas ainsi. Nous avons suivi jusques dans l'épithélium germinatif les premières cellules épithéliales du follicule, et il ne nous reste aucun doute quant à leur origine chez la Claveline.

Nous nous abstiendrons aussi d'exposer ici ce que Fol (39) appelle spirituellement la théorie carnivore de Seeliger (36). Nous n'avons jamais rencontré, ni chez la Claveline, ni chez aucun autre Ascidien, rien qui rappelle l'immigration cellulaire admise par Seeliger.

Roule a figuré planche 8, figure 9, de son mémoire (41) l'épithélium germinatif de la *Ciona intestinalis*, dans ses rapports avec de jeunes follicules. Si cet auteur, au lieu de se borner à l'examen d'ovaires adultes, avait étudié le développement de l'appareil sexuel de la Ciona, en recourant à la méthode des coupes, peut-être serait-il arrivé à des résultats semblables à ceux que nous avons formulés. Nous pensons aussi que s'il avait eu recours à de jeunes individus pour l'étude de l'appareil mâle, il eut évité la confusion qu'il a faite entre l'appareil excréteur des testicules et la glande intestinale dont il nie bien à tort l'existence chez la Ciona. Cette glande ne fait pas plus défaut chez la Ciona que chez toutes les autres Ascidies simples, sociales et composées. Ce sont les canaux glandulaires de cet organe et non les canaux excréteurs du testicule que Roule a représentés planche 6, figure 48 (*Tsc*) de son mémoire.

Jusqu'au jour où Fol (42) fit connaître en 1877, le résultat de ses recherches sur l'origine des cellules folliculeuses chez *Ciona intestinalis*, aucun des auteurs qui ont publié soit sur l'anatomie, soit sur le développement des Ascidies n'avait cherché à résoudre la question de savoir d'où viennent ces cellules plates périovulaires que plusieurs d'entre eux avaient parfaitement vues et très exactement figurées. Quelques uns expriment l'opinion que ces cellules dérivent du stroma de l'ovaire. Mais ce stroma de l'ovaire n'avait jamais été analysé. L'on ne possédait sur l'anatomie de l'ovaire des Tuniciers que des idées fort imparfaites et en grande partie erronées. L'on peut dire qu'il en est encore de même aujourd'hui. Témoin le récent mémoire de Roule qui considère les cavités de l'ovaire comme étant d'origine vasculaire. Dans ces derniers temps Fol, Sabatier et Roule ont cherché à élucider le problème de la génèse de l'épithélium folliculaire. Ils ont abouti à une opinion commune. Deux manières de voir se trouvent donc aujourd'hui en présence : celle de ces trois auteurs, d'après laquelle les cellules épithéliales du follicule ovarien auraient une origine intraovulaire; la nôtre qui fait dériver directement ces cellules, tout comme les ovules eux-mêmes, des éléments constitutifs d'un épithélium germinatif.

Si la bibliographie relative à la question de l'origine des cellules épithéliales des follicules ovariens se résume dans les travaux de Fol, de Sabatier et de Roule, le nombre de recherches portant sur le mode de formation des éléments de testa est considérable. Le nom très-défectueux que portent aujourd'hui les cellules qui, chez les Ascidiens, se trouvent en dedans de l'enveloppe ovulaire de l'œuf pondu, provient comme on sait, de l'opinion répandue pendant un certain temps, d'après laquelle ces cellules interviendraient dans la formation de la tunique externe. Les recherches de Semper (43) et de Hertwig (44) ont fait justice de cette erreur. L'un de nous avait reconnu, dès 1871, en étudiant, pendant un séjour à

Helgoland, le développement de la *Clavelina lepadiformis,* que ces cellules dites du testa ne sont pour rien dans la genèse de la tunique, que celle-ci se forme toute entière aux dépens de l'épiderme de la larve et que les cellules du testa restent dans l'œuf, en dehors de la tunique larvaire, sans participer d'aucune façon à la genèse de la larve. Quoique Kowalevsky lui-même se soit rallié à cette manière de voir (45), incontestée aujourd'hui, le nom de cellules du testa est resté. Fol propose de le remplacer par celui de *globules du testa larvaire.* Nous ne voyons pas l'avantage qu'il y aurait à accepter ce nouveau nom, rappelant la même erreur. Ne pouvant admettre l'opinion de Fol, qui conteste à ces éléments la nature cellulaire, nous pensons que le nom de cellules convient seul pour désigner ces globules ; ils sont en effet des cellules, tout au moins à leur origine. Certes, ils peuvent perdre secondairement leur noyau ; au moment de la ponte, ces éléments ne présentent plus, chez beaucoup d'Ascidiens, de caractère cellulaire ; mais encore est-il utile de rappeler dans le nom qu'on leur assigne leur valeur originelle. Ne dit on pas que la cuticule épidermique des mammifères est formée de cellules ? Le nom de *globules granuleux* proposé également par Fol, ne nous paraît pas plus heureux. Indépendamment de cet inconvénient qu'il manque de précision et prête à la confusion, il présente le défaut de manquer d'exactitude. Chez plusieurs Ascidiens, les cellules du testa ne sont pas granuleuses, mais présentent au contraire, l'apparence de petits corps homogènes à contours extrêmement foncés. Ce qui n'a pas peu contribué à fixer l'attention sur ces cellules du testa, c'est l'opinion répandue d'après laquelle l'enveloppe ovulaire dériverait de l'œuf lui-même, à peu près comme la membrane cellulaire procède de la cellule. Cette manière de voir est encore défendue par Fol dans son récent mémoire (39). Dans cette conception il est fort étrange en effet de trouver, longtemps avant la fécondation, toute une série de cellules sous cette membrane, entre elle et la surface du vitellus. La circonstance que ces cellules sont au début empâtées dans le vitellus, à fait croire qu'elles se forment aux dépens de la cellule-œuf avant la fécondation. Mais la question change d'aspect, le côté énigmatique et exceptionnel disparaît dès que l'on envisage l'enveloppe ovulaire non comme une membrane vitelline, mais bien comme une production de l'épithélium folliculaire. C'est ce fait qui se dégage clairement de l'étude du développement des follicules chez la Claveline. Et s'il est établi d'autre part que les cellules du testa ne sont en définitive qu'une partie différentiée de l'épithélium folliculaire, les différences qui se montrent entre l'œuf des Ascidiens et celui des autres animaux ne présentent plus du tout la même portée. Bien d'autres animaux pondent des œufs entourés en tout ou en partie d'un épithélium folliculaire. Si l'on considère l'enveloppe ovulaire comme une production épithéliale, l'œuf des Ascidiens, au moment de la ponte, est un œuf nu, dépourvu de membrane vitelline. A ce point de vue encore, les Ascidiens sont loin de constituer une exception dans le règne animal : ils se trouveraient dans le même cas que les Appendiculaires qui, d'après Fol, pondent des œufs dépourvus de membrane.

Les opinions émises quant à l'origine et à la valeur des cellules du testa sont très diverses.

1/ D'après Kowalevsky, les cellules du testa dérivent des cellules folliculaires. Il exprime déjà cette opinion, quoique sous une forme un peu dubitative, dans son premier mémoire : " Ces cellules jaunes dérivent, selon toute probabilité, du follicule dans lequel l'œuf s'est formé „ et plus loin : " Je ne doute nullement que ces globules jaunes (les cellules de testa) ne proviennent des cellules du follicule. „ Après avoir porté plus spécialement son attention sur la question de l'origine de ces cellules, Kowalevsky maintient, dans son second mémoire, sa première opinion : il la formule d'une façon beaucoup plus affirmative et dans son travail sur le développement des Pyrosomes il y revient encore : " chez les Pyrosomes, comme chez les Ascidiens proprement dits, les éléments du testa sont bien des cellules, et ces cellules dérivent de l'épithélium folliculaire. Elles ne pénètrent que secondairement dans le vitellus. „

L'opinion de Kowalevsky a été confirmée par Ganin (46), qui affirme, lui aussi, que chez *Botryllus* les cellules du testa proviennent des cellules du follicule; cette manière de voir a aussi été soutenue plus tard par Ussow (47). Les corpuscules jaunes ne sont, pour lui, que des cellules du follicule de de Graaf qui se disposent en une couche autour de la cellule-œuf déjà formée. Giard a adopté la même manière de voir à la suite de ses études sur le développement de " *Lithonephria engyranda.* „ (48)

2/ Kupffer (49) est le premier qui se soit élevé contre cette opinion. Dans son mémoire sur le développement de l'*Ascidia (Ciona) canina*, il consacre un chapitre à l'exposé de ses recherches sur ce point. La membrane ovulaire existerait déjà, à la surface du vitellus avant l'apparition des éléments du testa. Ceux-ci naitraient à la suite d'une différentiation de la couche périphérique du vitellus, par résolution de cette couche en autant de fragments qu'il doit se former de cellules du testa. Ces éléments procéderaient donc du vitellus ovulaire; ils seraient engendrés par la cellule-œuf et Kupffer compare le processus à une formation libre de cellules (freie Zellbildung). Le noyau des cellules du testa se formerait après le corps cellulaire.

Plus tard, Kupffer (50) reprit de nouveau l'étude de cette question et fut conduit aux mêmes conclusions : les choses se passeraient, chez *Molgula macrosiphonica,* comme chez *Ascidia canina.* Chez d'autres espèces, *Ciona intestinalis, Ascidia mentula, parallelogramma* et *complanata,* le problème est plus difficile à résoudre à cause de la formation plus tardive de la membrane ovulaire.

Metschnikow (51) s'est rallié à l'opinion de Kupffer; seulement, tout en reconnaissant que les éléments du testa sont mobiles et exécutent des mouvements amœboïdes, il n'a pas pu leur trouver de noyau cellulaire.

Les travaux récents de Fol, de Roule et de Sabatier ont conduit ces auteurs à des conclusions semblables à celles de Kupffer, en ce sens que tous trois admettent l'origine intra-ovulaire des éléments du testa. Seulement il existe entre les opinions de ces auteurs des divergences notables en ce qui concerne le lieu de formation, les processus génétiques, et la valeur anatomique des éléments du testa.

Pour Fol les éléments du testa, les corpuscules de la granuleuse comme il les appelle, sont, chez la plupart des Ascidiens, des différentiations de la partie superficielle du vitellus, sans participation aucune de la vésicule germinative. En ayant recours aux préparations durcies par les mélanges à base d'acide osmique l'on voit, dit Fol, que les globules du testa subissent une série régulière de modifications de structure qui n'ont été vues par aucun auteur, pas même par les plus récents. 1^er^ Stade. Les globules sont un peu irréguliers de forme et composés uniquement de vésicules arrondies qui se touchent toutes. 2^me^ Stade. Les vacuoles vésiculeuses se sont placées sur un seul rang, tout autour du globule, laissant au milieu un petit amas de la substance qui constitue la paroi des vésicules. Cette partie centrale, creusée elle-même d'une vacuole plus petite que les autres, se colore dans le carmin et ressemble alors à un noyau; mais l'hœmatoxyline et les vrais colorants nucléaires ne l'affectent en aucune façon, d'où Fol conclut qu'il ne s'agit pas là de véritables cytoblastes. 3^me^ Stade. C'est celui que les auteurs ont décrit. Le contenu des corpuscules est devenu homogène. Pour Fol les éléments du testa ne sont pas des cellules.

Si Fol donne des renseignements très précis et fort circonstanciés sur les trois stades qu'il décrit, par contre il ne nous renseigne guère sur le mode de formation des corpuscules de la granuleuse. Il indique exactement le lieu de leur formation; mais il passe légèrement sur le fait même de leur apparition.

Fol admet d'autre part qu'il existe, chez *Molgula impura*, en dedans de la membrane ovulaire, des éléments qui, si l'on ne tient compte que de l'époque de leur formation et de leur position, pourraient être placés dans la même catégorie que les éléments du testa des autres Ascidiens. Mais il hésite à faire ce rapprochement parce qu'il a reconnu qu'il s'agit ici d'éléments nucléés, par conséquent de cellules. Il ne se prononce pas sur leur origine “ il semble, dit-il, que nous avons affaire ici à une formation *sui generis*, qui tient le milieu entre les cellules du follicule et les globules granuleux des Ascidies proprement dites. „ Ceci nous parait absolument incompréhensible : comment des éléments pourvus chacun d'un noyau cellulaire peuvent-ils constituer une formation tenant le milieu entre des cellules et des éléments qui n'ont rien de commun avec une cellule ?

Roule pense lui que les éléments du testa se forment par le même processus que les cellules du follicule. Ils ne seraient que des cellules tardivement formées, au contact de la vésicule germinative et avec participation de cette dernière.

Enfin Sabatier, après avoir professé, au début de ses recherches, une opinion qui se rapproche beaucoup de celle de Fol, s'est rallié dans son dernier travail à la manière de voir de Roule, en ce sens tout au moins que pour lui, comme pour ce dernier auteur, les cellules du testa se développent, comme les cellules du follicule, dans la profondeur du vitellus. Mais Sabatier n'admet ni pour les unes, ni pour les autres, l'intervention de la vésicule germinative.

Tous les auteurs que nous venons de citer admettent donc en commun l'origine intraovulaire des éléments du testa; mais ils sont bien loin de s'entendre quant au lieu de formation de ces corps, sur les processus évolutifs qui leur donnent naissance, voire même sur leur valeur anatomique.

3/ Une dernière opinion, que nous citons pour mémoire, a été émise par Semper (43). Pour lui les éléments du test ne sont que des gouttelettes expulsées du sein du vitellus quand on met les œufs en contact, pendant un temps plus ou moins prolongé, avec des solutions diluées d'acide acétique ou d'acide chromique, avec de l'eau douce (!) ou même simplement avec de l'eau de mer. Cette expulsion se fait rapidement quand les gouttelettes étaient déjà préformées et visibles dans la masse vitelline avant l'expérience. Dans le cas contraire, elle se fait tardivement ou même elle n'a pas lieu. Ces expériences de Semper n'ont aucune portée en ce sens qu'elles ne donnent, et ne peuvent donner aucun éclaircissement ni sur l'origine, ni sur la valeur de ces soi-disant gouttelettes, dont Semper admet la préexistence dans le vitellus des œufs mûrs. Elles établissent ce que chacun sait et savait depuis longtemps, c'est que ces éléments sont empâtés individuellement dans la couche corticale du vitellus, avant la maturité complète, et qu'elles viennent au contraire s'interposer entre le vitellus et l'enveloppe ovulaire, au moment où celle-ci se distend et qu'une cavité périvitelline apparaît ce qui, chez certaines espèces, ne se produit qu'après la ponte, c'est-à-dire au contact de l'eau de mer. Il se produit donc alors un semblant d'expulsion. Les données de Semper sont inexactes en ce qui concerne la Claveline de Risso, quand il dit que chez la Claveline un œuf fécondé, retiré de l'oviducte, permettrait de voir, sous les yeux de l'observateur, la sortie des globules du testa. Chez la Claveline de Risso, l'espace périvitellin est constitué, l'expulsion des cellules du testa a par conséquent eu lieu, avant que l'œuf ne tombe dans l'oviducte (pl. XV, fig. 14 f^m).

Quand Semper a vu se produire chez de jeunes ovules, chez lesquels il n'existait pas encore de " *gouttelettes* „ préformées, une expulsion cette fois tardive de gouttelettes, il est évident qu'il a eu affaire à de simples phénomènes d'altération : il eut pu voir semblable expulsion de gouttelettes se produire sous ses yeux, en prenant de jeunes ovules de n'importe quelle espèce animale, voire même de simples cellules protoplasmiques.

Les expériences de Playfair Mac Murrich (52) sur des œufs mûrs de *Ascidia amphora* et de *Cynthia depressa* n'ont servi qu'à établir aux yeux de leur auteur le fait bien connu par tous ceux qui se sont occupés du développement des Ascidies simples, que chez la plupart des espèces l'enveloppe ovulaire, appliquée contre le vitellus tant que l'œuf reste dans l'oviducte, ne se distend qu'au contact de l'eau de mer. Il est tout naturel que des solutions aqueuses faibles déterminent le même résultat. Mais quand l'auteur conclut de l'action des réactifs qui produisent une fixation plus rapide, et aussi de l'examen des caractères des éléments du testa, partiellement ou totalement expulsés, que ces corpuscules ne seraient que des parcelles de vitellus, chassées par le retrait de ce dernier, il exprime une opinion qui ne sera admise, pensons-nous, par aucun de ceux qui ont étudié l'ovogénèse des Tuniciers.

Il ressort de tout ce qui précède, que nous n'avons fait que confirmer, par notre étude sur la genèse des éléments du testa chez la Claveline de Risso, les observations et les conclusions depuis longtemps formulées par Kowalevsky, battues en brèche et souvent contestées par toute une série d'auteurs récents, et cependant, s'il est permis de conclure d'un cas particulier, parfaitement exactes et vraies.

L'enveloppe ovulaire apparaît après que les cellules du follicule se sont disposées en deux assises cellulaires ; elle apparaît entre les deux assises ; elle est par conséquent d'origine épithéliale et sépare l'épithelium primitif en deux parties : la couche du test et l'épithélium secondaire du follicule. Une subdivision ultérieure de cette assise externe se produit plus tard, vers le moment de la ponte, quand cet épithélium se résoud en deux couches, l'une adjacente à l'enveloppe ovulaire et homologue à la couche papillaire ou spumeuse des autres Ascidiens, l'autre accolée à la membrane anhyste du follicule et homologue à la membrane décrite par Fol chez *Ciona intestinalis* sous le nom de couche folliculaire membraniforme.

L'épithélium folliculaire primitif, formé par une simple couche de cellules plates, dérive des cellules folliculeuses, interposées entre les ovules primordiaux dans l'épithélium germinatif.

Cet épithélium donne naissance, dans la suite du développement du follicule, à deux membranes anhystes et à trois assises cellulaires. La position relative de ces couches est la suivante : En allant de l'extérieur vers l'intérieur, on trouve successivement.

1/ La membrane anhyste du follicule.

2/ La couche folliculaire membraniforme.

3/ La couche papillaire ou spumeuse, non papillaire et non spumeuse chez la Claveline.

4/ La membrane anhyste de l'enveloppe ovulaire. (Chorion de Fol).

5/ La couche du testa.

1 et 2 restent en place au moment de la ponte; 3, 4 et 5 sont expulsés avec l'œuf. Celui-ci ne donne naissance à aucune membrane; il est nu comme l'œuf des Appendiculaires. Les enveloppes, qui l'entourent après comme avant la ponte, sont d'origine folliculaire.

Le nom de Chorion proposé par Fol ne nous parait pas fort convenable, quoique, en fait, la signification morphologique de ce mot ne soit pas fort bien définie. Il s'applique d'ordinaire aujourd'hui aux enveloppes ovulaires d'origine épithéliale, qui se trouvent au contact immédiat soit du vitellus, soit d'une membrane vitelline (Œuf des Insectes). Chez la Claveline la membrane se forme *dans l'épaisseur de l'épithélium* entre les deux assises cellulaires qui le constituent. Nous préférons donc, afin de réserver au mot Chorion une signification plus précise, employer le mot *membrane anhyste de l'œuf*, ou *enveloppe ovulaire anhyste,* noms qui ne préjugent rien et qui ne compromettent rien.

CINQUIÈME CHAPITRE.

LES MUSCLES LONGITUDINAUX DE LA CLAVELINE.

C'est un fait bien connu que les muscles des Ascidies adultes diffèrent beaucoup de ceux qui fonctionnent chez la larve urodèle et chez les Appendiculaires, non-seulement par leurs caractères histologiques et par leur groupement, mais par leur genèse. Tout récemment Seeliger résumait son opinion sur la portée de ces différences dans la phrase suivante: " *Die Musculatur der ausgebildeten Ascidien trägt durchaus den Charakter von Mezenchymmuskelzellen, die des Schwanzes der*

Larven und Appendicularien ist eine epitheliale, die aber ebenfalls in der primären Leibeshöhle liegt(1).

La formation des muscles du tronc aux dépens de cellules libres du mésenchyme n'est pas douteuse : elle est facile à reconnaître, chez la Claveline, aussi bien dans la larve transformée que dans le bourgeon.

La structure des fibres musculaires, chez les Ascidies simples, n'est pas facile à analyser. Les faisceaux musculaires sont formés de fibres homogènes; celles-ci ne sont pas décomposables en fibrilles et elles ne montrent aucune trace de striation transversale. Dans les faisceaux l'on distingue toujours bien nettement des noyaux; mais il est difficile de décider si ces noyaux siègent dans les fibres ou entre les fibres.

La première opinion est généralement admise : tant chez les Ascidies simples que chez les Ascidies sociales (Pérophores et Clavelines) les éléments musculaires, groupés en faisceaux dans l'épaisseur de la tunique interne, ont été décrits comme des fibres cellules. La substance contractile non fibrillaire et non striée constituerait une couche corticale à la fibre pourvue d'un noyau unique siègeant dans l'axe de l'élément. Il n'y aurait donc pas de différence essentielle entre les muscles des Ascidies simples et les bandes musculaires des Salpes et des Doliolum : l'on sait en effet que ces bandes sont constituées de cellules musculaires, montrant parfois des traces d'une striation transversale(2).

Il est certain que les faisceaux musculaires de la tunique interne des Ascidiens se forment aux dépens de cellules du mésenchyme. L'on voit en effet, à un certain stade du développement, des cellules du mésenchyme s'allonger en fuseaux et se disposer les unes radiairement, les autres circulairement autour des orifices des siphons. De par leur origine ces éléments musculaires rentrent donc dans la catégorie des muscles mésenchymatiques des frères Hertwig.

---

(1) SEELIGER. *Die Entwick. der socialen Ascidien*, 1885. Separat-Abdruck, page 90.

(2) ULJANIN. *Die Arten der Gattung Doliolum im Golfe von Neapel.* Leipzig, 1884.

Il existe, chez les Clavelines, des muscles longitudinaux qui siègent aux faces latérales du corps. Milne Edwards les a vus le premier; il les décrit comme suit : " Sa surface (la surface de la tunique interne) est parcourue par diverses fibres musculaires, dont les unes sont circulaires et constituent des sphincters autour de la bouche et de l'anus, tandis que *les autres, au nombre de neuf ou dix paires naissent d'une sorte de collier tendineux situé autour de la bouche et descendent verticalement jusqu'à l'extrémité inférieure de l'abdomen.* (1) Le collier tendineux dont parle Milne Edwards est l'organe bien connu aujourd'hui sous le nom de bourrelet péricoronal.

Seeliger a parfaitement reconnu un fait très particulier qui avait échappé à l'illustre zoologiste français. Il a vu que ces faisceaux longitudinaux vont en divergeant de bas en haut à partir d'un ou deux points d'insertion communs. Voici comment il s'exprime à ce sujet :

" Es ist interessant dass alle Längsmuskeln von ein oder höchstens zwei sehr eng begrenzten Stellen, welche weit hinten über den Darmbogen hinaus liegen, ihren Ursprung nehmen und von da aus divergirend gegen vorn verlaufen. An diesen eben erwähnten Stellen findet die hintere Insertion der Längsmuskel an die äussere Hautschicht statt, die oft noch knopfförmig vorspringt. Nach vorn zu, in der Region des Kiemendarmes, verzweigen sich die Muskeln vielfach und inseriren sich in äusserst feinen Fäden. „

Cette description de Seeliger est de tous points exacte. La saillie en forme de bouton, qui répond aux extrémités postérieures des faisceaux, est constante; il en existe une à droite et une autre à gauche, symétriquement placées par rapport au plan médian. Si on les suit d'avant en arrière, on voit les faisceaux converger vers ces boutons et s'y insérer.

---

(1) H. MILNE EDWARDS. *Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche*, page 54.

Au niveau de ces boutons l'épiderme forme une proéminence discoïde à la surface de laquelle les cellules épidermiques, de forme cylindroïde, présentent des caractères tout particuliers. Nous avons représenté (pl. XV, fig. 17) une coupe transversale à travers une de ces formations. Non seulement l'épiderme, mais aussi la couche musculo-cutanée sont notablement épaissis au niveau de la saillie et l'on voit, en *m*, les coupes transversales de quelques faisceaux musculaires longitudinaux, sectionnés tout près de leur extrémité postérieure.

La structure des faisceaux musculaires latéraux des Clavelines est fort intéressante. Chaque faisceau est formé d'un certain nombre, peu considérable, de fibres homogènes, très réfringentes, courant parallèlement les uns aux autres. On peut les poursuivre dans la longueur des faisceaux dont elles occupent toujours et seulement la périphérie. Elles sont immédiatement sous-jacentes à une membrane que nous croyons pouvoir comparer au sarcolemme des fibres musculaires striées des Vertébrés. L'axe du faisceau musculaire est occupé, dans de jeunes individus, par une masse protoplasmique dans laquelle se trouvent disséminés de nombreux noyaux vésiculeux et réticulés (pl. XV, fig. 16). Ce protoplasme médullaire s'étend entre les fibres corticales, jusques sous la membrane (pl. XV, fig. 15). Au fur et à mesure que le bourgeon se développe les fibres réfringentes augmentent de volume aux dépens du protoplasme médullaire qui, lui, se réduit progressivement (pl. XV, fig. 15*d*, coupe d'un faisceau provenant d'un bourgeon plus âgé que ceux qui ont fourni les coupes *a*, *b* et *c*). Quand le faisceau est arrivé à son complet développement il ne reste plus du protoplasme médullaire que de minces lames granuleuses interposées entre les fibres homogènes et réfringentes. Dans ces lames se voient les noyaux.

Une particularité intéressante à signaler est relative à la forme des fibres (fibrilles) homogènes. Leur section transversale est presque toujours triangulaire; la base du triangle répond au sarcolemme; son sommet se continue en une ligne pâle, mais très nette, qui parfois se perd dans le protoplasme, parfois se réunit à une ou à plusieurs de ses voisines. Il arrive même que l'on peut voir ces lignes se réunir dans l'axe du faisceau (pl. XV, fig. 15*a*). Pour nous ces lignes sont l'indice de la structure réticulée du protoplasme et, si cette interprétation est exacte, il est clair que la substance musculaire qui constitue les fibres homogènes se continue avec les filaments du réticulum protoplasmique et n'est en définitive qu'une partie différentiée de ce réseau.

Les faisceaux longitudinaux des Clavelines se rapprochent donc bien plutôt par leur structure des faisceaux primitifs des Vertébrés que des fibres cellules et, à part l'absence totale de striation transversale chez les Clavelines, l'analogie est complète. Il est parfaitement évident que les fibres homogènes du faisceau représentent la substance musculaire des faisceaux primitifs et que, n'était leur volume, elles mériteraient plutôt le nom de fibrilles que celui de fibres. Il est probable qu'il s'agit ici, non de fibrilles simples, mais de groupes de fibrilles.

Avant d'examiner jusqu'à quel point le développement de ces faisceaux est conforme à celui des faisceaux primitifs des Vertébrés, nous appellerons encore l'attention sur une particularité de leur structure. Tandis que dans toute la longueur des faisceaux la substance contractile siège à la périphérie du protoplasme médullaire, d'où résulte, pour la coupe transversale de la fibre, une figure radiaire bien caractérisée (pl. XV, fig. 15, 16 et 17*m'*), près de l'extrémité inférieure des faisceaux les fibrilles ou les groupes de fibrilles n'intéressent plus qu'une portion restreinte de la surface; (pl. XV, fig. 17, *m*, *m*, *m*, *m*.)

Les caractères si particuliers des faisceaux longitudinaux des Clavelines ont été en partie reconnus par Seeliger; il a fourni aussi quelques renseignements sur leur genèse. Mais il nous est impossible de comprendre comment il a pu considérer ces muscles comme réalisant le type mésenchymatique des frères Hertwig. Nous reproduisons ici les quelques mots que Seeliger consacre à l'histoire de ces muscles.

“ Die Längsmusculatur setzt sich aus einzelnen Muskelzügen zusammen, welche unzweideutig zu dem zweiten Hertwig'schen Typus, den Mesenchymmuskeln gehören. Die Längsmuskeln entstehen aus den freien Mesodermzellen, welche sich spindelförmig aus ziehen und in langen Reihen anordnen. Zuerst lassen sich in diesen Zellreihen die einzelnen Zellelemente mit ihren Kernen noch unterscheiden, bald aber nur noch die Kerne. Diese zuerst einfachen Züge spalten sich bald in eine wechselnde Zahl von Fibrillen, die auf dem Querschnitte als stark lichtbrechende Körperchen erkennbar werden. Deutliche Längsmuskeln sah ich erst an verhältnissmässig weit entwickelten Knospen auftreten, während einzelne spindelförmig ausgezogene Zellen, die wahrscheinlich später zu Muskelzellen werden, schon in sehr jungen Knospen zu sehen sind. „

Comme Seeliger l'a fort bien observé, les muscles longitudinaux se forment, dans de tout jeunes bourgeons, aux dépens de cellules libres du mesenchyme qui, après s'être fixées à la face profonde de l'épiderme, s'étirent en fuseaux dans le sens de l'axe et se rangent, à la file les unes des autres. Il en résulte l'apparition, à chaque côté du corps, de quelques stries longitudinales. A un stade plus avancé du développement les limites des cellules ont disparu et les noyaux se sont multipliés. Si l'on fait alors, à travers un semblable bourgeon, une série de coupes transversales l'on trouve, à droite et à gauche,aux côtés du tube épicardique et du péricarde, entre ces formations et l'épiderme, un certain nombre d'éléments qui se font remarquer en ce qu'ils présentent, à leur pourtour, une série de points brillants disposés en un cercle. (Planche XI, fig. 8 à 12.) Les cordons musculaires montrent déjà la structure des faisceaux longitudinaux décrits plus haut. Contrairement à l'opinion de Seeliger et quoiqu'ils naissent aux dépens de cellules du mésenchyme, ces faisceaux longitudinaux diffèrent profondément des muscles du second type des frères Hertwig, tant par leur structure que par leur groupement. S'ils sont mésenchymatiques par leur origine, leur structure les rapproche bien plutôt du type des muscles épithéliaux.

Nous avons constaté récemment que chez la Molgule ampulloïde, les faisceaux musculaires présentent la même structure et le même développement que les faisceaux longitudinaux de la Claveline. Là aussi il s'agit non pas de fibres cellules fasciculées mais de faisceaux primitifs : aussi bien dans les parois des siphons que dans toute l'étendue de la tunique interne, les faisceaux sont formés de cordons parallèles de substance contractile; ces cordons ne renferment jamais de noyaux, mais entre eux se trouve interposé du protoplasme, dans lequel sont disséminés de nombreux noyaux. Parfois ces éléments nucléaires sont moulés sur les cordons contractiles; jamais ils ne sont logés dans leur épaisseur. Chaque faisceau est délimité par un sarcolemme.

Il est donc probable que la même structure des muscles se retrouvera chez tous les Ascidiens.

PARTIE GÉNÉRALE.

LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE LA CLAVELINE COMPARÉ A CELUI DE L'AMPHIOXUS.

I. *La segmentation.* — 1. Chez la Claveline, comme chez l'Amphioxus, le premier plan de segmentation divise l'œuf en deux blastomères semblables. Chez la Claveline, ce premier plan devient le plan de symétrie de la larve; toute la moitié droite de la larve procède de l'un des deux premiers blastomères, la moitié gauche de l'autre. Ce plan de symétrie apparait clairement à tous les stades successifs de la segmentation. Chez l'Amphioxus Hatschek n'a reconnu qu'à la fin de la segmentation la symétrie bilatérale de la larve; mais rien, dans ses observations, n'empêche d'admettre l'hypothèse de l'existence bien plus précoce d'un plan médian, rien ne s'oppose à la supposition que le premier plan de segmentation répond, chez l'Amphioxus, comme chez la Claveline, au futur plan de symétrie de la larve. Les stades représentés figures 6, 8, 9, 10, 12. 13, supportent parfaitement cette interprétation. Deux circonstances peuvent expliquer la difficulté de distinguer, chez l'Amphioxus, le plan de symétrie. C'est d'abord que, à tous les stades successifs de la segmentation, les blastomères homodynames, c'est à dire ceux qui interviendront dans la formation d'un même feuillet primordial de la larve blastula, ont la même forme, les mêmes dimensions et les mêmes rapports, tandis que, chez la Claveline, dès le stade 8, les globes sont semblables deux à deux, que chaque groupe de deux diffère, par les dimensions et la forme, de chacun des autres groupes. C'est ainsi qu'il existe au stade 8, deux globes ectodermiques plus petits et deux autres plus grands, deux mixtes plus petits, deux autres plus grands. Que par l'imagination l'on supprime ces différences dans les dimensions des 4 globes ectodermiques d'une part, des globes mixtes de l'autre, aussitôt le plan de symétrie cesse d'être reconnaissable. Cette supposition se trouve réalisée chez l'Amphioxus : il existe au stade 8, deux groupes de quatre cellules semblables entre elles, chaque groupe ayant ses dimensions propres ; dès lors le plan de symétrie, si même il existe, ne peut être reconnu.

Une autre circonstance qui peut expliquer la difficulté de reconnaître, chez l'Amphioxus, le plan de symétrie, c'est le nombre considérable et par conséquent la petitesse des cellules constituant la blastosphère à la fin de la segmentation.

Si l'on ne peut conclure des observations de Hatschek à l'existence, chez l'Amphioxus, pendant la segmentation, d'un plan de symétrie répondant d'une part au premier plan de segmentation, de l'autre au plan médian de la larve, rien non plus n'autorise à affirmer qu'il existe, à ce point de vue, des différences essentielles entre l'Amphioxus et les Tuniciers. Le plan de symétrie très apparent chez les Ascidiens, dès la première segmentation l'est peu ou point chez l'Amphioxus. Le fait saute aux yeux ; mais si, comme nous le pensons, cette différence tient à la similitude des globes homodynames chez l'Amphioxus, il est clair que l'on ne peut attribuer à cette différence qu'une valeur tout à fait secondaire. Il en serait tout autrement s'il était démontré que chez l'Amphioxus la symétrie larvaire, pendant la segmentation est radiaire, tandis qu'elle est bilatérale chez les Tuniciers.

A tous les autres points de vue les analogies entre la segmentation de l'Amphioxus et celle de la Claveline sont si complètes qu'il est éminemment probable que chez l'Amphioxus comme chez les Ascidies le premier plan de segmentation répond au plan de symétrie de la larve.

2. Dans les deux types, les deux premiers plans de segmentation sont verticaux. La ligne d'intersection de ces deux plans répond à une verticale qui, au stade blastula, passe d'un part par le milieu de la face ventrale (ectodermique) et, d'autre part, par le milieu de la face dorsale (endodermique). Le troisième plan de segmentation est horizontal (équatorial) dans les deux types : il est plus rapproché du pôle ectodermique que du pôle endodermique.

3. La cavité de segmentation apparait au stade 4. Elle a d'abord l'apparence d'un tube vertical ouvert à ses deux bouts. Les deux orifices du tube répondent aux milieux des faces ectodermique et endodermique. Secondairement les deux orifices se ferment, le tube devient une cavité close, plus tôt chez la Claveline que chez l'Amphioxus. Toute trace de la cavité de segmentation finit par disparaître, plus tôt chez la Claveline que chez l'Amphioxus.

4. La segmentation est inégale de part et d'autre. Elle marche plus rapidement suivant l'hémisphère ectodermique que suivant l'hémisphère endodermique.

5. La formation de l'ectoderme se fait par poussées successives aux dépens de globes mixtes. A la fin de la segmentation ectoderme et endoderme sont complètement séparés. La ligne qui, à la surface de la blastula, marque la limite entre l'ectoderme et l'endoderme répond au blastopore futur. Le nombre des cellules qui vont donner naissance à l'endoderme de la Gastrula est très petit, au moment où l'invagination commence à se produire, comparativement au nombre des cellules de l'ectoderme.

II. *Stade Gastrula.* — 1° Chez la Claveline comme chez l'Amphioxus la formation de la Gastrula résulte de l'invagination de la face dorsale (endodermique) de la blastula, d'où résulte que le blastopore primitif intéresse toute la face dorsale de la larve.

2° La fermeture du blastopore se fait de la même manière dans les deux types. La lèvre antérieure du blastopore s'infléchit et s'accroit d'avant en arrière, en même temps que ses bords latéraux se rapprochent. La lèvre postérieure du blastopore n'intervient en rien dans la fermeture de l'orifice. Le blastopore réduit siège à l'extrémité postérieure de la larve, du côté de sa face dorsale. Cette face est aplatie, tandis que la face ventrale est convexe.

3° A l'extrémité postérieure du blastopore se voient, sur les côtés, deux cellules endodermiques de dimensions exceptionnelles. Chez la Claveline deux cellules ectodermiques, très petites et cunéïformes, sont adjacentes à ces grandes cellules endodermiques.

Quand le blastopore se trouve réduit à n'être plus qu'un petit orifice, siégeant du côté du dos, près de l'extrémité postérieure de la larve, l'ectoderme se montre constitué de deux ébauches : la plaque médullaire et l'épiderme. La plaque médullaire siège du côté de la face dorsale de la larve, en avant du blastopore. Chez la Claveline elle se prolonge sur les côtés et même en arrière de cet orifice. Chez l'Amphioxus ses rapports avec le blastopore réduit ne sont pas bien élucidés; mais chez les Poissons, les Amphibiens et même chez les Amniotes la plaque médullaire se comporte, vis-à-vis du blastopore (sillon primitif des Amniotes) exactement comme chez la Claveline. Dans l'endoderme primitif de la Gastrula, l'on peut distinguer, au point de vue génétique, tant chez la Claveline que chez l'Amphioxus, une portion médio-dorsale d'où procède la notocorde, deux régions dorso-latérales qui engendrent le mésoblaste et une portion médio-ventrale, qui donne naissance à l'hypoblaste digestif. Cependant ce n'est que dans la portion postérieure de la larve qui s'accusent les différentiations préalables à la formation de ces ébauches. Dans la partie antérieure de la larve, chez la Claveline comme chez l'Amphioxus, l'endoderme primitif, intimement uni à l'épiderme donne exclusivement naissance à l'hypoblaste du tube digestif (vésicule précordale).

Les deux premières périodes du développement de la Claveline présentent, si on les compare aux stades correspondants de l'Amphioxus, des indices manifestes d'une accélération du développement. La fermeture de la cavité de segmentation, la disparition de cette cavité et l'invagination de l'hémisphère endodermique sont plus précoces chez la Claveline. De même la différentiation de la plaque médullaire et la formation d'une ébauche commune pour la notocorde et le mésoblaste apparaissent, chez cette Ascidie, à une époque plus reculée du développement. Toute cette première période de développement est raccourcie, abrégée et en quelque sorte condensée chez la Claveline.

III. *Formation des premiers organes aux dépens des feuillets primordiaux de la Gastrula. — Tube médullaire.* — Le tube médullaire se forme chez la Claveline, aux dépens de la plaque médullaire. Les bords d'abord soulevés le long des bourrelets dorsaux se rapprochent et puis se soudent. Ce mode de formation du tube médullaire est identique à celui que l'on connaît depuis longtemps chez la plupart des Vertébrés. D'après les observations concordantes de Kowalevsky et de Hatschek, le processus serait un peu différent chez l'Amphioxus. La plaque médullaire ne donne naissance à un tube clos que fort tard. Elle constitue pendant longtemps le plancher d'une cavité, dont la voûte est formée par l'épiderme ; puis elle s'incurve, ses bords se rapprochent et la plaque qui constituait d'abord les faces inférieure et latérales du tube médullaire finit par le délimiter aussi supérieurement.

Ce processus a été aussi signalé chez la Claveline, par Seeliger; mais nos observations nous permettent d'affirmer qu'il n'en est pas ainsi, tout au moins chez la Claveline de Naples.

Le processus évolutif tel qu'il s'accomplit chez l'Amphioxus est très probablement une modification secondaire ou cœnogénétique du mode de formation primitif du myelencéphale conservé chez les Ascidiens et chez les Vertébrés proprement dits.

Une particularité du développement du tube médullaire chez la Claveline, particularité tout d'abord signalée par Kowalevsky chez d'autres Ascidiens (*Phallusia mamillata*), c'est l'intervention de la lèvre postérieure du blastopore dans la fermeture de la gouttière nerveuse. Il nous paraît éminemment probable que ce détail n'a qu'une importance secondaire, en ce sens qu'il résulte simplement de l'extension sur les côtés, voire même en arrière du blastopore, des bourrelets dorsaux.

Le soulèvement de la lèvre postérieure et des bords latéraux du blastopore ont pour résultat exclusif la formation de la voûte du tube médullaire, tout comme le rapprochement transversal des bourrelets dorsaux en avant du blastopore. *Le plancher du tube médullaire se forme tout entier et exclusivement en avant du blastopore.* Chez la Claveline, comme chez l'Amphioxus, la plaque médullaire s'infléchit, au bord antérieur de cet orifice, pour se continuer dans la plaque notochordale de sorte que, dans l'un comme dans l'autre type, le tube médullaire se continue, au niveau du blastopore, avec la cavité de l'archenteron. (Comparer notre fig. 3*a*, pl. VII avec la fig. 42, pl. IV du mémoire de Hatschek).

Il existe un autre point de ressemblance remarquable entre les deux types : chez la Claveline, comme chez l'Amphioxus, l'occlusion du tube médullaire se fait très rapidement et à peu près tout d'un coup dans toute la longueur de la larve. (Comparer nos figures 3*a* (pl. VII) et 4*b* (pl. VIII) aux figures 35 (pl. III) et 42 (pl. IV) de Hatschek).

Cependant un orifice persiste pendant très longtemps, chez les Urochordes comme chez les Céphalochordes, à l'extrémité antérieure du tube médullaire.

Notochorde. — 1° Chez les Ascidies, comme chez l'Amphioxus.

la notochorde se constitue aux dépens de cette partie de l'endoderme primitif, qui est sous-jacente à la plaque médullaire.

2° De part et d'autre, cette portion médiane de l'endoderme donne lieu à la formation d'une gouttière s'ouvrant dans l'archenteron. (Voir notre planche VIII, figures 3*d*, 3*e*, 4*e*, 4*f*; comparer avec les figures 87 à 90, 95 à 101, 106 à 111, planche VIII de Hatschek).

3° L'occlusion de la gouttière se fait par justaposition de la moitié droite et de la moitié gauche de la gouttière. (Voir notre planche VIII, figures 3*e*, 3*f*, 4*f* et la planche VIII de Hatschek, figures 97, 98, 99, 100, 101, 107, 108, 109, 110 et 111).

4° Le nombre des cellules que l'on trouve dans une coupe transversale de la notochorde se réduit au fur et à mesure que la larve progresse.

5° Dans les deux types l'extrémité tout à fait antérieure de la chorde se développe tardivement aux dépens de l'endoderme. La chorde présente encore, à son extrémité antérieure, l'apparence d'une gouttière ouverte dans la cavité digestive, alors qu'elle est déjà, dans la plus grande partie de sa longueur, un cordon cylindroïde plein. (Voir notre pl. VIII, fig. 3*c*, 3*d*, 3*e*, 3*f*, 3*g*, 4*e*, 4*f*, 4*g*; comparer avec les figures 96 et suivantes, 106 et suivantes de Hatschek.)

6° La notochorde constitue au début la voûte de la cavité digestive; plus tard l'hypoblaste digestif se complète sous la notochorde. Mais tandis que, chez l'Amphioxus, ce processus s'accomplit dans toute la longueur du corps, chez la Claveline il ne s'opère que sous l'extrémité antérieure de la notochorde. (Voir notre planche VIII, figure *f*; comparer avec les figures 4*d*, 4*e*, 4*f* et les figures des planches VIII et IX de Hatschek.)

Dans toute la longueur de la queue, chez la Claveline, la notochorde conserve ses rapports primitifs; la queue est frappée d'un arrêt de développement. Chez l'Amphioxus la disposition primitive persiste longtemps près de l'extrémité postérieure de la larve. (Voir Hatschek, planche VIII; comparer la figure 103 aux figures 99 et 100; la figure 111 aux figures 107 et 108 et planche IX, comparer les figures 118 et 119 aux précédentes 115 à 117, la figure 128 aux précédentes 122 à 127.

7° Là où l'hypoblaste se complète sous la notochorde, les cellules endodermiques interposées entre les diverticules cœlomiques et la gouttière notochordale, participent à la formation de la voûte du tube digestif. (Voir Hatschek, planche IX, figures 118 et 141). Le même fait se présente chez la Claveline. (Voir notre planche VIII, fig. 4*e*). Les cellules marquées par les lettres *Hyp.* n'interviennent pas dans la formation de la notochorde, mais bien dans l'achèvement de l'hypoblaste digestif.

Mésoblaste. — Les portions dorso-latérales de l'endoderme primitif donnent naissance au mésoblaste; il en résulte la formation, chez la Claveline, comme chez l'Amphioxus, de deux bandes mésoblastiques interposées entre l'ébauche notochordale et l'hypoblaste formant le plancher du tube digestif futur.

La partie antérieure des bandes mésoblastiques, chez la Claveline, la plus grande partie de ces ébauches, chez l'Amphioxus, donne lieu à la formation de diverticules épithéliaux, dans lesquels s'engage la cavité de l'archenteron. (Voir nos planches VII, figure 2*d* et VIII, figures 3*c*, 3*d* et 4*e* et les planches VIII et IX de Hatschek).

Dans toute la longueur de la queue, chez la Claveline, les bandes mésoblastiques restent au stade primitif de leur développement : il ne se forme pas de diverticules cœlomiques. Il est à remarquer, qu'à ce point de vue, la plus grande partie du mésoblaste de la Claveline, arrêté dans son développement, se comporte comme l'extrémité postérieure des bandes mésoblastiques des jeunes larves d'Amphioxus. (Voir la série des figures 89 à 92 de la planche VIII de Hatschek et aussi les larves entières représentées pl. IV, figures 45, 47, 49 et 52).

De même que chez l'Amphioxus, les extrémités antérieures des bandes mésoblastiques se développent d'arrière en avant, du côté du dos de la larve, pour s'immiscer entre l'hypoblaste et l'épiblaste, aux deux côtés du système nerveux médian, (Voir Hatschek, pl. IV, figures 50, 51 et 52, planche VIII, figures 93 et 94, 95 à 97), de même, chez la Claveline, les ébauches mésoblastiques gagnent bientôt d'arrière en avant aux faces latérales de la larve et surtout du côté du dos. (Voir planche VIII, figures 4*a* et 5*a*; 4*e*, 4*d* et 4*e*; 5*d*, 5*e*, 5*f*.)

Entre le mésoblaste de la Claveline et celui de l'Amphioxus il existe deux différences importantes.

1° Chez l'Amphioxus, les cavités des diverticules cœlomiques persistent pour devenir l'enterocèle de l'adulte; chez la Claveline les diverticules cœlomiques perdent bientôt leur cavité et se transforment en deux masses cellulaires pleines. L'enterocèle disparait très tôt dans le cours du développement.

2° Chez l'Amphioxus, les bandes mésoblastiques se segmentent en somites nettement séparés les uns des autres; chez la Claveline les ébauches mésoblastiques ne montrent aucun trace de composition métamérique.

Ces différences peuvent-elles nous empêcher de considérer l'ensemble des ébauches mésoblastiques de la Claveline comme homologues des bandes mésoblastiques de l'Amphioxus, si l'on tient compte de l'évolution ultérieure de ces ébauches? Si l'on compare la queue de la larve complètement développée de la Claveline au tronc de l'Amphioxus, l'on ne peut méconnaître dans la première des indices manifestes d'une segmentation de tous points comparable à celle de l'Amphioxus. Nous en concluons que l'absence de composition métamérique dans l'ébauche primitive du mésoblaste chez les Ascidiens n'est point palingénétique, mais bien cœnogénétique; l'ébauche mésoblastique non segmentaire de la Claveline et des autres Ascidiens a perdu secondairement la segmentation ancestrale et le processus génétique primitif, conservé chez l'Amphioxus, a disparu secondairement chez les Ascidiens. Nous donnerons plus loin les raisons qui nous font admettre, dans la queue complètement développée des Ascidiens, une composition segmentaire.

Tandis que tous les segments mésoblastiques de l'Amphioxus, à partir du second, se comportent de la même manière et se développent uniformément, le premier, qui donne naissance au mésoderme de l'extrémité céphalique de la larve, subit, dans le cours de son évolution, des modifications toutes particulières. Nous voyons chez la Claveline, et il paraît en être de même chez tous les Ascidiens, les extrémités antérieures des bandes mésoblastiques donner naissance à des ébauches toutes spéciales : elles engendrent, à la suite d'une prolifération cellulaire très active deux amas cellulaires formés d'éléments de petites dimensions. Tandis que tout le reste du mésoblaste donne exclusivement naissance aux couches musculaires de la queue adjacentes à la notochorde, ces amas se résolvent, tout au moins en grande partie, en éléments cellulaires isolés ; ils engendrent le mésoderme de l'extrémité antérieure dilatée de la larve. Pour des raisons qui seront exposées plus loin, nous considérons ces extrémités antérieures des ébauches mésoblastiques de la Claveline et des Ascidiens en général, comme homologues à la première paire de segments mésoblastiques de l'Amphioxus.

Tube digestif. — Le mésoblaste et la notochorde se forment aux dépens de l'endoderme primitif de la Gastrula, dans toute la longueur de la larve, à l'exception de son extrémité antérieure. L'on peut donc distinguer dans la longueur du corps de la larve une partie antérieure préchordale dans laquelle la chorde et le mésoblaste font défaut (Hatschek, pl. IV, fig. 46, 47 et 48; voir notre planche VIII, fig. 4*a* et 5*a*) et une portion chordale, dans les limites de laquelle s'étendent la notochorde et les bandes mésoblastiques. Il en résulte aussi que, chez l'Amphioxus comme chez la Claveline, le tube digestif des jeunes larves se constitue de deux portions bien distinctes : une portion préchordale et une portion subchordale. La première, dilatée en une large vésicule, est partout en rapport immédiat avec l'épiderme, non-seulement à la face ventrale, mais aussi sur les côtés et à la face dorsale de la larve. Chez l'Amphioxus la notochorde, en se développant d'arrière en avant, s'insinue bientôt entre la voûte de la vésicule préchordale et l'épiderme dorsal. Cet allongement de la notochorde en avant constitue l'une des particularités les plus caractéristiques des Céphalochordes. Chez la Claveline la notochorde ne s'allonge guère : son extrémité antérieure reste en retrait sur le système nerveux.

Il est important de constater que cet allongement de la notochorde ne s'opère, chez l'Amphioxus, qu'à une époque relativement tardive du développement. Au stade représenté par Hatschek (pl. IV, fig. 46) l'ébauche notochordale ne dépasse pas encore en avant la plaque médullaire. Ce n'est que plus tard que la chorde en vient à dépasser en avant le système nerveux central, au-dessus de la vésicule préchordale. Les rapports primitifs qui se maintiennent chez la Claveline se modifient secondairement chez l'Amphioxus. L'homologie entre la vésicule préchordale de l'Amphioxus et la dilatation antérieure de l'enteron de la Claveline n'en est pas moins évidente et il est tout aussi clair que la seconde portion du tube digestif de l'Amphioxus est homologue de la partie subchordale de l'enteron de la Claveline.

Chez l'Amphioxus, cette seconde portion du tube alimentaire de la larve, sous-jacente à la chorde dorsale, est délimitée supérieurement, au début, par la notochorde elle-même; mais plus tard la paroi épithéliale du tube digestif se complète : une voûte hypoblastique se constitue sous la chorde dorsale et dès lors ce dernier organe constitue un cordon plein interposé entre le tube médullaire et le canal intestinal.

Chez la Claveline les choses se passent de la même manière sous l'extrémité antérieure de la notochorde ; mais dans toute la longueur de la queue, le tube digestif, arrêté dans son développement, ne dépasse jamais le premier stade larvaire de l'Amphioxus : jamais la paroi épithéliale du canal alimentaire ne se complète sous la notochorde. Bien plus, la notochorde envahit peu à peu la cavité alimentaire, et toute la portion subchordale de l'enteron, réduite à une simple rangée de cellules épithéliales, incapable de recevoir et de conduire des matières alimentaires, n'est plus qu'un organe rudimentaire appelé d'ailleurs à disparaître bientôt. La comparaison avec la larve de l'Amphioxus démontre de la manière la plus évidente le caractère cœnogénique de la larve des Ascidiens : par suite de l'arrêt du développement et de l'atrophie progressive de la portion subchordale du tube intestinal, la queue des Ascidiens, homologue à la plus grande partie du tronc de la larve de l'Amphioxus, a été réduite à un simple organe de locomotion. De même que chez l'Amphioxus et chez les Poissons la portion postanale du tube digestif s'oblitère et se résorbe, de même chez les larves urodèles des Ascidiens toute la portion subchordale du canal alimentaire devient rudimentaire et incapable de fonctionner.

Si donc la larve urodèle des Tuniciers est comparable à celle de l'Amphioxus, elle nous apparaît comme une forme larvaire profondément modifiée, par suite de l'atrophie du tube digestif dans la plus grande partie de la longueur du corps. Les Appendiculaires, qui réalisent à l'état permanent et sexué le type larvaire des Ascidiens, ne peuvent être que les descendants dégénérés de formes ancestrales, chez lesquelles le tube digestif droit s'étendait, comme chez la larve de l'Amphioxus, dans toute la longueur du tronc. Il est éminemment probable que l'anus primordial siégeait, chez ces ancêtres communs des Tuniciers et des Céphalochordes, à l'extrémité même du tronc et que le canal médullaire et le canal digestif débouchaient ensemble au niveau de cet orifice. La formation du canal neurentérique a coïncidé avec l'occlusion secondaire de cet anus primordial et l'apparition d'un anus de nouvelle formation.

Il y a lieu de se demander comment il a pu s'établir un nouvel anus chez les Tuniciers et comment les matières alimentaires introduites par la bouche ont cessé de passer dans la portion subchordale de l'enteron; comment enfin cette dernière partie du tube digestif a pu s'atrophier progressivement et disparaître.

Tous les observateurs qui ont étudié de jeunes larves d'Amphioxus leur ont décrit un organe fort énigmatique jusqu'ici.

Ils l'ont considéré comme une glande et désigné sous le nom de " Kolbenförmige Drüse, „ glande en forme de massue. Hatschek a montré que cette glande se forme par une extroflexion de l'épithélium intestinal, à quelque distance en arrière de la vésicule préchordale. Voici comment il s'exprime : " Man kann schon frühe an Embryonen mit 9-10 Ursegmenten eine sehr seichte quere Faltung des Darmes in dieser Region unterscheiden. Dieselbe verläuft von der rechten Seitenwand des Darmes, wo sie besonders scharf ausgeprägt ist, ventralwärts und greift bis auf die linke Seitenwand des Darmes über. In den nächsten Stadien vertieft sich diese Falte und sie erinnert bald in ihrem Aussehen an die fertige Drüse, obwohl sie noch in ihrerganzen Ausdehnung gegen den Darm offen ist (fig. 55, 57). Sie ist am mächtigsten auf der rechten Körperseite, wo sie längs der ganzen Höhe der rechten Darmwand etwas schief nach vorne herabsteigt, und setzt sich auf der linken Seite viel schmäler nur bis zur Mitte der linken Darmwand fort (fig. 60).

Gegen das Ende der embryonalen Periode erfolgt der Verschluss der Rinne und die Abschnürung dieser Bildung vom Darme (fig. 61). Dieselbe stellt nun eine kolbige Drüse dar, die an der rechten Seite gelegen ist, diese setzt sich in einen dünnen Ausführungsgang fort, der sich ventralwärts um den Darm herumbiegt und auf der linken Seite bis gegen die Mitte des Darmes aufsteigt (fig. 63); dort mündet der dünne Ausführungsgang später nach aussen. Da später an dieser Stelle der linken Körperwand die Mundöffnung durchbricht, so mündet die Drüse dann am aüsseren Mundrande. „

Il s'agit donc là d'un organe bien singulier : il s'ouvre à l'extérieur du corps et présente une apparence glandulaire; mais au lieu de se développer par invagination aux dépens de l'épiblaste comme c'est le cas pour toute glande cutanée, il nait tout entier de la paroi hypoblastique du tube digestif et avant de déboucher à l'extérieur, il constitue un diverticule aveugle de la paroi intestinale. Il se pourrait donc qu'à un moment donné cette glande singulière communiquât à la fois avec le canal alimentaire et avec l'extérieur. Nous ne possédons malheureusement aucune donnée sur ce que devient ultérieurement cet organe et il est bien difficile de se faire une idée de sa fonction.

Hatschek ne précise pas dans son texte le lieu de formation de la glande en forme de massue; mais il ressort de ses figures que la duplicature de l'hypoblaste qui lui donne naissance apparaît à la limite entre le premier et le second somite mésoblastiques, sous la forme d'un gouttière transversale. (Voir Hatschek, pl. V, fig. 51, 57, 60 et 61 *Dr*.)

Elle procède non seulement de la face droite, mais aussi du plancher et de la moitié gauche du tube digestif et constitue en définitive un diverticule de la paroi de cet organe dont le fond en cul de sac est dirigé en haut et à gauche. Ce cul de sac va s'ouvrir à l'extérieur sur la face latérale gauche du premier segment céphalique.

Nous avons décrit plus haut la formation de l'intestin de la Claveline. Nous avons montré que, tandis que la cavité branchiale, l'œsophage et l'estomac se développent aux dépens de la vésicule préchordale et d'une courte portion subchordale de l'enteron, l'intestin apparait sous la forme d'un diverticule collatéral du tube digestif médian de la larve. Ce diverticule nait du plancher du tube digestif; son embouchure dans l'estomac s'étend en partie sur la face droite de cet organe. Ce diverticule se développe de droite à gauche et de bas en haut et son extrémité aveugle se dirige vers la vésicule cloacale gauche qui, elle même, n'est que le produit d'un introflexion de l'épiblaste. Il importe de se rappeler que chez les Appendiculaires l'intestin s'ouvre directement à l'extérieur. Il est fort regrettable que le développement embryonnaire des Appendiculaires soit à peu près totalement inconnu jusqu'ici, que l'on ne possède aucun renseignement sur la position primitive des orifices branchiaux externes et de l'anus. Comme le montrent les figures 1*a*, 1*b*, 2*a*, 2*b* et 2*c* de notre pl. XVI, le diverticule intestinal nait, du plancher de l'enteron, chez la Claveline au niveau de l'extrémité antérieure de la notochorde.

L'enteron se constitue à ce moment d'une dilatation antérieure préchordale et d'une portion rétrécie, subchordale par son origine; aux stades antérieurs cette dernière se continuait dans l'hypoblaste caudal. La première devient le sac branchial, la seconde l'œsophage et l'estomac de la future Ascidie. C'est de cette seconde portion subchordale du tube digestif que nait le cœcum intestinal.

La dilatation préchordale, qui devient le sac branchial de l'Ascidie, est homologue de la vésicule antérieure du canal alimentaire de la larve de l'Amphioxus, ce qui saute aux yeux si l'on compare par exemple la larve représentée figures 4*a* et 4*b*, de notre planche VIII, à des larves d'Amphioxus comme celles que Hatschek a représentées figures 47, 49 et 53 de son mémoire. Il est tout aussi évident que la portion rétrécie qui lui succède et qui engendre l'œsophage et l'estomac de la Claveline répond à cette partie du tube digestif de l'Amphioxus qui suit immédiatement la dilatation préchordale et qui se trouve interposée entre les saccules cœlomiques de la première paire. Ce n'est qu'à cette première paire de saccules que l'on peut comparer les ébauches du mésenchyme qui terminent en avant les bandes mésoblastiques de la Claveline. De même que ces saccules, chez l'Amphioxus, les ébauches mésenchymatiques de la Claveline s'insinuent entre l'hypoblaste et l'épiblaste aux faces latérales de la portion préchordale de l'enteron. S'il en est ainsi, le lieu de formation du cœcum intestinal de la Claveline répond exactement au point d'où procède la glande en massue de l'Amphioxus et l'homologie entre ces deux formations devient éminemment probable.

Non seulement le cœcum intestinal des Ascidies se développe à la même place que la glande en massue de l'Amphioxus, mais le mode de formation est le même : de part et d'autre il s'agit d'un diverticule hypoblastique, naissant entre le premier et le second somite mésoblastiques ; de part et d'autre ce diverticule se développe de droite à gauche et de bas en haut; terminé en cul de sac au début de son développement, il va s'ouvrir secondairement à l'extérieur sur la face latérale gauche. Mais tandis que chez les Ascidiens il reste en communication avec l'estomac et devient l'intestin, chez l'Amphioxus il se sépare de l'enteron et devient la glande énigmatique que l'on sait.

La présence de cet organe collatéral, chez les Tuniciers d'une part, chez l'Amphioxus de l'autre, nous autorise à admettre sa présence chez les formes ancestrales vermiformes et segmentées, dont sont issus les Tuniciers et les Céphalochordes. Nous sommes arrivés à la conclusion que ces formes devaient posséder, à la façon des larves d'Amphioxus, un tube digestif droit étendu dans toute la longueur du corps. A la limite entre le premier et le second segment mésoblastiques devait exister un diverticule de l'enteron communiquant avec l'extérieur sur la face latérale gauche du corps. L'existence de cet organe ancestral permet de concevoir comment les Tuniciers ont pu se développer aux dépens d'organismes vermiformes et segmentés, organisés à la façon des larves de l'Amphioxus et par conséquent des vers annelés primitifs. Les matières alimentaires digérées dans la partie antérieure de l'intestin, distendue en une poche stomacale entre les premiers somites mésoblastiques, au lieu de traverser toute la longueur de l'enteron subchordal, ont pu suivre la voie de dérivation résultant de la présence de l'organe collatéral. L'orifice de cet organe a pu jouer le rôle d'un anus. Dès lors toute la portion de l'enteron subchordal située en arrière de l'embouchure de l'organe collatéral a pu perdre de son importance; elle a pu cesser de fonctionner et, à la suite de son atrophie progressive, toute la partie correspondante du tronc a pu se réduire à ne jouer plus que le rôle d'un simple organe de locomotion. Il en est résulté la formation d'organismes constitués à la façon des larves urodèles d'Ascidiens et des Appendiculaires actuels.

Quant aux Ascidiens, ils ont perdu secondairement leur organe de locomotion et tout l'organisme se trouve réduit à la partie tout à fait antérieure du tronc des ancêtres. Une Ascidie, une Salpe ou un Doliolum, sont l'équivalent du segment céphalique joint au premier segment mésoblastique d'une larve d'Amphioxus.

Si cette manière de voir est exacte, il est clair que les Ascidies, pas plus que les Salpes, ne peuvent être considérées comme des animaux segmentés à la manière des Vertébrés, des Annélides et des Arthropodes. Ils dérivent il est vrai de formes segmentées; mais toute la portion métamérisée du tronc, à partir du second segment, s'est atrophiée sans laisser de trace, en même temps que l'extrémité céphalique et le premier segment du corps, prenant un développement plus grand et une importance croissante, en sont venus à suffire à l'accomplissement de toutes les fonctions organiques.

Il en résulte que pas plus les rangées de stigmates que les stigmates eux-mêmes ne peuvent être considérés comme homologues aux fentes branchiales métamériques des Vertébrés; que les anneaux musculaires des Salpes et des Doliolums ne peuvent en rien être comparés à des myocomes. Nous examinerons plus loin jusqu'à quel point les faits actuellement établis justifient cette déduction.

Les larves urodèles des Tuniciers et les Appendiculaires présentent-elles une composition segmentaire?

Il ressort clairement des travaux de Kowalevsky, de Kupffer et de Seeliger que le mésoblaste se constitue, chez les larves des Tuniciers, de deux bandes continues et indivises; il n'apparait, dans le cours du développement, rien qui rappelle les saccules cœlomiques segmentaires de l'Amphioxus. Cependant, diverses considérations justifient l'opinion d'après laquelle la queue des Appendiculaires et partant des larves urodèles des Ascidiens présentent une composition segmentaire comparable à celle qui caractérise le tronc de l'Amphioxus.

Langerhans a montré, (31) que si l'on traite une Appendiculaire fraiche par une solution de potasse à 30 °/₀, chacune des bandes musculaires de la queue se résoud en dix plaques successives. Les dix plaques de la bande droite répondent exactement aux dix plaques gauches. La potasse n'est pas le seul réactif qui fasse apparaître ces plaques musculaires. On obtient le même résultat en traitant par le bichromate de potasse, par l'acide nitrique à 20 °/₀ et même sans l'addition d'aucun réactif, au moment de la mort de l'animal.

Langerhans a trouvé ces dix plaques musculaires dans chacune des bandes de la queue chez *Oikopleura velifera*, *O. fusiformis*, *Fritillaria formica* et *F. furcata*.

Mertens (53) a découvert le nerf caudal qui, chez les Appendiculaires, court au-dessus de la chorde dorsale. Huxley (54) a le premier observé que ce nerf présente, de distance en distance, des renflements d'où portent des filaments. Leuckart (55) a fait la même observation. Il a vu des filets naitre du nerf, tantôt isolément, tantôt disposés par paires et, dans ce dernier cas, ces filets procèdent de renflements qui ne sont pas sans analogie avec des renflements ganglionnaires. Plus tard Gegenbaur (56) a observé ces mêmes renflements. Kowalevsky, utilisant une observation de son ami Nogine, observation dont il a par lui même vérifié l'exactitude, considère ces renflements comme représentant chacun une paire de ganglions. Fol (57), au contraire, n'admet de structure ganglionnaire que pour le ganglion caudal situé à la base de la queue; les petits renflements au nombre de 20 à 40 ne renfermeraient, d'après cet auteur, ni noyaux, ni protoplasme. Ces renflements se trouvent tantôt isolés, tantôt groupés par deux ou par quatre, rarement trois ensemble. Chez *O. cophocerca* et *dioïca* certains nerfs se rendant aux muscles se distinguent, en ce qu'ils naissent par paires, à des intervalles égaux, la première paire en avant du ganglion caudal, les autres en arrière.

Langerhans (31) affirme que les petits renflements sont, tout aussi bien que le gros ganglion caudal, de vrais ganglions. Ils sont formés de deux, rarement d'une, parfois de trois à six cellules nerveuses entourés d'une gaîne conjonctive. De tous ces ganglions partent des nerfs.

La répartition des ganglions chez *O. velifera* ne correspond pas à la succession des plaques musculaires. Le nombre total des petits ganglions est de 12 à 16. Les nerfs qui en partent se rendent à la peau.

Mais il existe en outre des nerfs moteurs qui naissent par paires de la moelle caudale, à des distances égales les uns des autres. Ils naissent du tronc du nerf caudal, parfois près des ganglions, mais jamais directement de ces derniers. Le premier prend son origine immédiatement en avant du ganglion caudal, et se dirige en avant; tous les autres naissent à la limite entre deux plaques musculaires successives et peuvent se poursuivre en arrière jusques vers le milieu de la plaque musculaire dans laquelle ils se terminent.

Tous ces nerfs sont disposés par paires et dans la plus grande partie de la queue ceux de droite répondent exactement à ceux de gauche. Rarement à partir de la 5e paire, ordinairement à partir de la 6e, le nerf d'un côté se trouve un peu en avant de l'autre. Chez *O. velifera* Langerhans n'a pas pu découvrir les nerfs correspondants aux plaques musculaires de la 9e et de la 10e paire. Chez *Fr. formica*, par contre, il a pu parfaitement distinguer les nerfs de la 10e paire.

Les nerfs moteurs sont en général plus forts que les nerfs sensibles. Chaque nerf se termine exclusivement dans une plaque musculaire.

Il résulte clairement de ces observations, aussi bien de celles qui sont relatives à la constitution des couches musculaires que de celles qui ont trait la disposition des nerfs moteurs, que la queue des Appendiculaires se constitue de 10 segments; les nerfs moteurs répondent à autant de racines spinales motrices et ici, comme chez l'Amphioxus et chez les Cyclostomes, le système musculaire se constitue d'une série de plaques, placées les uns derrière les autres, chaque plaque s'étendant de la limite antérieure à la limite postérieure d'un segment.

La circonstance que les deux nerfs spinaux d'une même paire ne se correspondent pas exactement, dans la partie postérieure de la queue, confirme davantage encore le rapprochement avec l'Amphioxus, où l'alternance des nerfs spinaux est connue depuis longtemps.

Tout récemment R. Lankester (58) a publié quelques observations sommaires qui confirment pleinement les données de Langerhans.

Les conclusions que l'on a tirées de ces recherches sur l'organisation des Appendiculaires n'ont fait que confirmer d'ailleurs les belles recherches de Kupffer sur la larve de l'*Ascidia mentula.*

Pendant un séjour à Arendal, Kupffer a découvert les nerfs spinaux moteurs chez les larves de la *Phallusia mentula* (59). Il les a vus avec toute la netteté désirable et a pu rendre témoîn de sa découverte son compagnon, le même Paul Langerhans, dont nous avons signalé plus haut les recherches exécutées à une date plus récente, sur l'organisation des Appendiculaires.

Les nerfs spinaux moteurs naissent chez les larves de la *Ph. mentula* des faces latérales de la moelle à des distances égales les uns des autres. L'écart entre deux nerfs successifs correspond exactement à la longueur d'un fibre musculaire. La première paire apparait à la limite entre la portion troncale et la portion caudale de la moelle (an der Grenze von Rumpf und Schwantheil des Markes). Ces nerfs sont des faisceaux de fibrilles, qui s'écartent peu à peu les uns des autres, à partir de leur racine. Il se rend plusieurs fibrilles à chaque fibre musculaire. Kupffer a même observé les terminaisons de ces fibrilles; mais ces détails, fort intéressants d'ailleurs, importent peu à la question dont nous nous occupons.

Le fait essentiel qui se dégage des observations de Kupffer, c'est que la queue des larves des Ascidiens est constituée à la façon de celle des Vertébrés et de l'Amphioxus, en ce sens, qu'elle est formée d'autant de segments qu'il existe de paires rachidiennes motrices, autant que la longueur d'une fibre musculaire est contenue de fois dans la longueur totale de l'organe.

Chez les larves d'Amphioxus les fibres musculaires s'étendent de la limite antérieure à la limite postérieure de chaque segment musculaire. L'on peut donc conclure du nombre des cellules musculaires, comptés dans la longueur du corps, au nombre des diverticules cœlomiques primitifs et vice-versa. S'il est démontré d'autre part que, chez une larve d'Ascidie, chaque cellule musculaire répond à une paire nerveuse rachidienne, qu'il en est de même chez les Appendiculaires et que la composition segmentaire de la queue se trouve par là irréfutablement démontrée, il est clair que dans les jeunes larves comme celle que nous avons représentées planche VII, fig. 4 et 5, il existe virtuellement autant de paires de saccules cœlomiques que l'on compte de grandes cellules musculaires dans la longueur d'une bande mésoblastique.

De même que la disparition de la portion caudale de l'enteron, chez les Ascidiens, indique un arrêt de développement, de même il faut admettre que le mésoblaste a subi une réduction considérable : les diverticules cœlomiques n'apparaissent plus comme des diverticules distincts et séparés les uns des autres. Mais de même que l'on peut conclure de la présence, dans la région caudale des Ascidies, à l'existence chez les formes ancestrales d'un intestin subchordal traversant toute la longueur du corps, délimité par une couche épithéliale complète et capable de digestion, de même l'on peut, en se fondant sur l'existence de segments musculaires distincts, conclure à la présence, chez les ascendants éloignés des Tuniciers actuels, d'un enterocèle segmenté à la façon du mésoblaste de l'Amphioxus et des Vers annelés. Il est à remarquer que les parties antérieures des bandes mésoblastiques, celles qui, dans notre opinion, sont homologues aux premiers diverticules cœlomiques de l'Amphioxus, naissent et se développent chez la Claveline suivant le processus typique pour les formations cœlomiques.

Des considérations qui précèdent nous concluons :

1° Que la queue des Appendiculaires et des larves urodèles des Ascidiens est segmentée à la manière du tronc de l'Amphioxus.

2° Que les Tuniciers actuels dérivent de formes ancestrales segmentées qui, comme les larves de l'Amphioxus, possédaient à droite et à gauche du plan médian, des saccules cœlomiques disposés par paires. Ces saccules, nés sous la forme de diverticules pairs de l'archenteron, n'apparaissent plus dans le cours du développement des Tuniciers actuels; mais l'on trouve, dans la composition segmentaire des couches musculaires de la queue, des indices évidents de la composition métamérique du mésoblaste ancestral.

Toute cette portion uniformément segmentée du tronc s'atrophie dans le cours du développement et les Ascidiens adultes résultent de la transformation progressive de l'extrémité antérieure du corps de leurs larves. Nous avons indiqué plus haut les raisons qui nous portent à croire que la queue des Tuniciers est homologue à toute la partie du tronc de l'Amphioxus qui s'étend en arrière du second segment.

L'opinion que nous venons de développer est en opposition avec la manière de voir de Gegenbaur qui, tout en reconnaissant chez les Tuniciers des affinités avec les Vertébrés inférieurs, se fonde principalement sur l'absence d'une métamérie du corps chez les Tuniciers, pour les séparer des Vertébrés et en faire un embranchement distinct du règne animal. Il est à remarquer qu'à l'époque où l'illustre fondateur de l'anatomie comparée moderne formulait cette conclusion, nos connaissances sur l'organisation des Appendiculaires d'une part, sur le développement des Ascidiens et de l'Amphioxus de l'autre, étaient loin d'être aussi avancées qu'elles le sont aujourd'hui. L'on possède maintenant des données plus complètes sur plusieurs points relatifs à la constitution et à la génèse de la queue chez les larves urodèles. Elles suffisent, à notre avis, pour établir que les Tuniciers, comme les Leptocardes et les Vertébrés, dérivent d'organismes segmentés; ceux-ci présentaient très-probablement une organisation relativement simple, au sujet de laquelle les larves de l'Amphioxus peuvent nous donner des indications précieuses.

Dans ces derniers temps une nouvelle hypothèse a été formulée par O. Seeliger, en ce qui concerne la segmentation des Tuniciers.

L'auteur admet que les Tuniciers sont issus de formes urodèles semblables aux Appendiculaires. Il ne croit pas que les recherches de Langerhans sur les Appendiculaires, pas plus que celles de Kupffer sur les nerfs spinaux de la larve, chez *Ascidia mentula*, démontrent l'existence d'une segmentation comparable à celle de l'Amphioxus et des Vertébrés. Il fait valoir, pour appuyer son opinion, la variabilité chez une seule et même espèce du nombre des cellules musculaires, comptées dans la longueur de la queue. A supposer que le fait soit réel, en quoi démontrerait-il que les cellules musculaires ne répondent pas à autant de segments? Pour Seeliger toute la queue de la larve représente un segment unique : au début du développement on ne trouve pas, dit-il, d'indices évidents d'une composition métamérique de la queue larvaire : la partie postérieure du corps de la larve, celle aux dépens de laquelle se forme la queue, apparait au début comme une formation unique et indivise : on n'y trouve aucune trace de métamérisation. A ce titre il faudrait soutenir aussi que les Vertébrés, pas plus que les Annélides et les Arthropodes, ne sont des animaux segmentés. Nous savons en effet que chez tous les Vertébrés, depuis les Cyclostomes et les Sélaciens jusqu'aux Mammifères, le mésoblaste constitue au début une formation continue et indivise, étendue dans toute la longueur du corps de l'embryon. Les protovertèbres naissent par métamérisation secondaire de la plaque vertébrale; les cavités céphaliques des Cyclostomes et des Sélaciens résultent de la subdivision du mésoblaste céphalique, au moment de la formation des fentes branchiales; de plus, chez la plupart des Annélides comme dans l'immense majorité des Arthropodes, les somites se forment par segmentation secondaire de bandes mésoblastiques continues. Il n'y a guère que l'Amphioxus et le Péripate qui fassent exception à cette règle. A ce compte les Céphalochordes et les Protracheates seraient seuls des animaux segmentés.

Si l'on admet que tous les Vertébrés, les Annélides et les Arthropodes sont des organismes segmentés, c'est donc parce que l'on a reconnu que la segmentation peut n'apparaître que tardivement dans une ébauche primitivement indivise. Pour nier la segmentation de la queue, chez les Appendiculaires et chez les larves des Ascidiens, il faudrait donc établir qu'il n'apparait pas dans le cours du développement d'indices manifestes d'une métamérisation. C'est ce que Seeliger n'a pas fait; il s'est borné à dire qu'à ses yeux les observations de Langerhans et de Kupffer n'ont pas la signification que beaucoup de morphologistes ont cru devoir leur attribuer.

Il est assez singulier de voir Seeliger nier d'une part la segmentation de la queue et admettre d'ailleurs que la larve de la Claveline, voire même la forme Gastrula, se constitue de trois segments, dont les deux premiers se retrouveraient dans le corps de l'Ascidie adulte, tandis que le troisième, qui donne naissance à la queue, est resorbé dans le cours du développement. Où donc Seeliger a-t-il pu trouver dans la constitution d'une larve quelconque la preuve de l'existence de ces trois segments? " Es kann nicht geleugnet werden, écrit-il, dass der Vorderleib der Ascidien in seiner ersten Anlage genau ebenso ein einheitliches Stück repräsentirt wie der Hinterleib, den wir einem Segmente gleichsetzen. Wenn wir ihn aber trotzdem durch Verschmelzung zweier Theile entstanden auffassen, so geschieht dies deshalb, weil die ganze festgesetzte Ascidie und ebenso der Salpenkörper in toto nur dem vorderen Abschnitte der Larven und Appendicularien zu homologiren sind, während der hintere rückgebildet wurde. Wenn es nun richtig ist, dass alle Bilaterien eine Stammform besitzen, welche aus Kopf und Rumpfsegment sich zusammensetzt, und dass diese beiden Abschnitte für die Existenz des Thieres unbedingt nothwendig sind : dann werden dieselben auch im Tunikatenkörper und auch in der frühesten embryonalen Anlage desselben vorhanden sein müssen. „ Tout repose donc sur l'hypothèse d'après laquelle tous les Métazoaires bilatéraux dériveraient d'une forme ancestrale à deux segments et non sur l'observation de ces segments chez la larve des Tuniciers.

On ne trouve aucun indice, chez la larve, de ce segment céphalique et de ce premier segment du tronc supposés; mais il faut admettre leur existence parceque *tous les métazoaires à symétrie bilatérale dérivent d'un forme souche composée d'un segment céphalique et d'un segment représentant le tronc!* Il y a là une pétition de principe évidente et l'on nous permettra de demander pourquoi, si deux segments existent virtuellement dans la partie antérieure du corps de la larve, sans que l'on puisse objectivement reconnaître leur présence, il ne pourrait pas exister plusieurs segments dans la queue?

Seeliger fait dériver le groupe des Tuniciers d'une forme larvaire à trois segments, un segment céphalique et deux segments du tronc. Cette forme aurait présenté une organisation extrêmement simple : c'était une Gastrula à peine différentiée, chez laquelle un système nerveux rudimentaire s'était peut être constitué du côté du dos; elle possédait un organe d'excrétion et quelques cellules mésenchymatiques. Cette forme primitive aurait donné naissance d'une part au rameau des Tuniciers, d'autre part à celui des Céphalochordes. Si l'on compare le développement des Ascidies à celui de l'Amphioxus, les ressemblances se montrent seulement dans les tout premiers stades du développement, avant que la larve de l'Amphioxus ait acquis les caractères typiques des Vertébrés, l'embryon de l'Ascidie les traits essentiels de l'organisation des Tuniciers. Le développement ultérieur suit des voies différentes dans les deux groupes.

La manière de voir de Seeliger repose toute entière sur une interprétation erronée des phénomènes évolutifs de l'Amphioxus d'une part et des Ascidiens de l'autre. Seeliger n'a pas reconnu comment se forme le mésoblaste chez la Claveline; il a été induit en erreur en ce qui concerne la génèse de la notocorde; il n'a pas observé les faits qui démontrent une identité complète des processus évolutifs qui conduisent à la formation du tube digestif chez la Claveline et chez l'Amphioxus; il n'a pas accordé la valeur qu'elles méritent aux observations de Kupffer et de Langerhans.

Il n'est pas douteux pour nous que si Seeliger avait eu à sa disposition un matériel mieux préparé, que si, au lieu de faire des coupes à main levée, il avait obtenu des séries complètes de coupes transversales et sagittales, il eut exposé tout autrement la génèse du système nerveux, de la notochorde et du tube digestif; il eut reconnu la formation des diverticules cœlomiques et par conséquent l'homologie entre le mésoblaste de la Claveline et celui de l'Amphioxus. Il eut conclu tout autrement qu'il ne l'a fait; il eut été frappé, comme nous l'avons été nous mêmes, des affinités étroites que révèle la structure des larves urodèles des Urochordes comparée à celle des embryons segmentés de l'Amphioxus.

Les fentes branchiales et les stigmates des Ascidiens.

En ce qui concerne les dispositions caractéristiques de l'appareil branchial, il existe, dans le groupe des Tuniciers, des différences considérables.

Chez les Appendiculaires l'on trouve une paire de canaux branchiaux qui font communiquer le pharynx avec l'extérieur. Le milieu de chaque canal présente un étranglement, un anneau composé de cellules fortement réfringentes et qui portent de longs cils vibratiles. D'après Fol ces fentes se forment, chez la larve, par deux invaginations croissant de l'extérieur à la rencontre du pharynx. Le pharynx produit lui même deux culs de sac. Les invaginations vont chacune à la rencontre de l'un des culs de sac, puis se soudent; la soudure se perce dans son centre et l'anneau vibratile marque le point où le percement a eu lieu.

De tous les Tuniciers ceux qui, au point de vue des caractères de l'appareil respiratoire, se rapprochent le plus des Appendiculaires sont à notre avis les Salpes. Il est probable en effet que les deux grands trous qui, chez ces animaux, établissent une large communication entre la cavité branchiale ou pharyngienne et le cloaque, sont homologues aux canaux branchiaux des Appendiculaires. Ce que l'on appelle la branchie, chez les Salpes, c'est la voûte réduite du pharynx.

Chez les Ascidiens, les Doliolum, les Anchinies et les Pyrosomes, les parois latérales du sac branchial sont perforées d'un grand nombre d'orifices, que Milne Edwards a le premier désignés sous le nom de stigmates branchiaux. L'étude du développement des Ascidies permet de comprendre les liens qui rattachent l'appareil branchial de ces Tuniciers aux dispositions anatomiques réalisées chez les Appendiculaires.

Indépendamment des invaginations épiblastiques connues depuis les travaux de Metschnikow et de Kowalevsky et désignées à tort sous le nom de vésicules cloacales, il se forme, chez la Claveline, comme chez les Appendiculaires, des culs de sac hypoblastiques qui procèdent de la voûte du sac branchial, se soudent aux invaginations épiblastiques et se mettent en communication avec elles, après la résorption de la cloison de séparation entre les culs de sacs accolés, puis soudés entre eux.

La jeune larve dont nous avons représenté une coupe transversale, planche IX, figure 1, montre distinctement les deux culs de sac de la paroi latérale du pharynx qui interviennent dans la formation des canaux branchiaux. Comme le montre bien la figure 4*a* de la même planche, les culs de sac épiblastiques et les diverticules hypoblastiques interviennent concurremment dans la formation des canaux branchiaux de la larve urodèle. Ces canaux sont évidemment homologues à ceux des Appendiculaires. Il est absolument certain que les cavités péribranchiales droite et gauche ne sont que ces canaux primitifs considérablement distendus et développés en deux larges espaces interposés entre la paroi du corps et la paroi du pharynx. Les deux ébauches, qui coopèrent à la formation d'un canal primitif, interviennent l'une et l'autre dans la formation des cavités péribranchiales; il est difficile de dire dans quelles limites. Kowalevsky et Seeliger font dériver des culs de sac épiblastiques tout l'épithélium péribranchial. Nous pensons que le feuillet viscéral de la membrane péribranchiale s'il est permis d'employer ce terme, est en grande partie d'origine hypoblastique. Mais ce point importe peu pour la question dont nous nous occupons. Ce qui n'est point douteux c'est que, à la suite de soudures multiples opérées entre l'épithélium branchial et l'épithélium péribranchial, et après le percement de ces soudures, de nouveaux orifices de communication s'établissent entre la cavité branchiale et les cavités péribranchiales. Ce sont là les stigmates. De semblables orifices existent non seulement chez tous les Ascidiens, mais aussi chez les Pyrosomes, les Anchinies et les Doliolum. Leur nombre, leur forme et leur distribution varient considérablement. Chez la plupart des Ascidiens les stigmates, disposés en séries transversales régulières, forment autour du sac branchial distendu des anneaux réguliers que l'on pourrait assez bien comparer aux cerceaux entourant un tonneau. Ces séries transversales de stigmates sont séparées les unes des autres par des saillies annulaires plus ou moins proéminentes dans la cavité branchiale. Chez les Salpes, les Ascidiens, les Pyrosomes, les Anchinies et les Doliolums, les cavités péribranchiales (canaux branchiaux distendus) s'ouvrent dans une dépression médiane de la surface du corps. Cette dépression, qui se confond plus ou moins complètement avec les cavités péribranchiales, constitue la cavité cloacale proprement dite des Ascidiens (1).

Il ne sera pas sans intérêt de donner ici quelques renseignements précis sur la formation des séries transversales de stigmates, dont nous avons parlé plus haut. Quelques auteurs ont cru trouver dans cet arrangement des fentes stigmatiques en séries transversales un indice de la composition segmentaire du corps des Ascidies adultes.

C'est encore une question de savoir si les orifices branchiaux internes primitifs, les embouchures des diverticules hypoblastiques, qui interviennent dans la formation des canaux branchiaux (cavités péribranchiales), persistent chez l'adulte et fonctionnent concurremment avec les stigmates proprement dits ou s'ils s'oblitèrent dans le cours du développement, après l'apparition des stigmates. Dans les bourgeons des Ascidies sociales et des Synascidies ils se ferment et les cavités péribranchiales constituent, pendant quelque temps, des sacs clos; ils perdent complètement les orifices qui les mettaient primitivement en communication avec le sac branchial. Ces orifices branchiaux internes n'ont donc, chez les bourgeons, qu'une existence éphémère. Nos études ne nous permettent pas de trancher positivement la question de savoir s'il en est de même chez les larves; mais ce que nous avons vu nous porte à croire qu'il n'existe pas de différence, à ce point de vue, entre le développement de la larve et celui du bourgeon.

---

(1) Van Beneden et Julin.

Quoiqu'il en soit il ressort des travaux de P.-J. Van Benedén, de Krohn et de Kupffer que, chez les Ascidies simples (Phallusies et Molgules), la jeune Ascidie présente, pendant une certaine période de son développement, deux paires de stigmates branchiaux. Nos recherches sur la Phallusie scabroïde ont établi qu'il apparait ultérieurement de nouveaux stigmates, non seulement en arrière mais aussi entre les deux stigmates primitivement formés. Le nombre de ces orifices s'élève bientôt de 2 à 6. Si l'on désigne par leurs numéros d'ordre ces six stigmates l'on peut exprimer comme suit leur âge relatif. Le premier en date est probablement le quatrième de la série; puis se forme le premier, puis le cinquième, puis le second, puis le troisième et enfin le sixième. Il reste du doute sur les deux premiers; mais l'ordre d'apparition des quatre autres est certainement celui que nous venons d'indiquer. Contrairement à ce qui s'observe pour tous les organes métamériques les nouveaux stigmates ne se forment donc pas en arrière des stigmates antérieurement formés.

Nous avons montré aussi, par l'étude du développement de la Phallusie scabroïde, que ces six premiers stigmates, placés les uns derrière les autres et très allongés dans le sens vertical, et que nous avons appelés *stigmates primaires*, se divisent et se sous-divisent en *stigmates secondaires*, chaque stigmate primaire pouvant ainsi donner naissance à une série transversale ou verticale de stigmates dérivés. Il se forme ainsi chez la Scabroïde six séries de stigmates secondaires. A une époque plus avancée du développement le nombre des stigmates dans chaque série peut s'accroître par la formation de nouvelles fentes stigmatiques entre les stigmates secondaires, par un processus identique à celui qui donne naissance aux stigmates primaires (voir notre pl. XIV, fig. 1).

Rien de comparable à la subdivision des stigmates primaires en stigmates secondaires n'est connu, en ce qui concerne les fentes branchiales, ni chez l'Amphioxus, ni chez les Vertébrés.

L'ordre d'apparition des stigmates primaires des Ascidiens, ou ce qui revient au même, l'ordre d'apparition des séries transversales de stigmates, s'oppose à ce que l'on considère ces séries comme des organes métamériques.

Ce qui ressort clairement de l'étude comparative de l'appareil branchial des Tuniciers, c'est que, chez tous ces animaux, il existe une paire unique de canaux branchiaux. Ces canaux ont pris chez les Ascidiens l'apparence de larges espaces appelés cavités péribranchiales. Les stigmates sont des formations propres à une partie seulement des Tuniciers; ils manquent chez les formes les plus anciennes du groupe; ils ont apparu dans le cours de l'évolution phylogénique du tronc commun des Tuniciers; il ne présentent pas les caractères essentiels des formations métamériques et l'on n'est nullement autorisé à conclure de leur présence à la composition segmentaire de l'appareil branchial.

L'on est conduit à la même conclusion si, se fondant sur un tout autre ordre de considérations, l'on compare le développement des Ascidiens à celui de l'Amphioxus.

L'organe de la larve des Ascidiens qui devient le sac branchial de l'adulte n'est autre que cette partie du tube digestif à laquelle nous avons donné le nom de " vésicule précordale „. Elle est probablement homologue au pharynx des Appendiculaires.

Si, comme nous l'avons fait plus haut, l'on compare la larve des Ascidiens à celle de l'Amphioxus, il ne peut y avoir aucun doute quant à l'existence, chez cette dernière, d'une vésicule précordale homologue à celle des Ascidiens. Or, cette vésicule, placée à l'extrémité antérieure du tronc, en avant des premiers somites mésoblastiques et par conséquent en avant de la région segmentée du corps, ne peut être considérée, ni comme un segment somatique ni comme un composé de segments. Ce qui, dans notre opinion, caractérise essentiellement la segmentation c'est la présence réelle ou virtuelle d'une double série latérale de diverticules cœlomiques. L'étude du développement de l'Amphioxus montre que l'extrémité céphalique, avec la vésicule précordale qu'elle renferme n'est comparable qu'au lobe céphalique des vers segmentés.

Si l'on admet que la partie du corps des larves d'Ascidiens qui renferme l'ébauche du sac branchial est homologue à l'extrémité céphalique de l'Amphioxus, pourvue de sa vésicule précordale, l'idée d'une composition segmentaire du sac branchial, supposant un rapprochement avec une série de segments somatiques tels qu'ils existent seulement dans le tronc de l'Amphioxus, doit être complètement écartée.

Une conséquence logique de ce qui précède c'est que ni les canaux branchiaux primitifs des Tuniciers, ni à plus forte raison les stigmates ou séries de stigmates ne sont homologues aux fentes branchiales de l'Amphioxus. L'on ne peut davantage les comparer aux fentes branchiales des Vertébrés. Chez l'Amphioxus comme chez les Vertébrés les fentes branchiales siègent dans cette partie du tronc qui présente une composition segmentaire manifeste. En ce qui concerne l'Amphioxus les recherches de Hatschek ont établi que la première fente branchiale apparait au niveau du second segment du tronc. Les observations de Max Schultze et de Kowalevsky ont montré que les nouvelles fentes apparaissent en arrière de la première formée. Rien de comparable à ces fentes médianes et ventrales par leur origine et siégeant dans la région segmentée du tronc n'apparait dans le cours du développement des Tuniciers. Et, si l'intestin des Tuniciers est homologue à la glande en massue de l'Amphioxus, si la queue des larves urodèles et des Appendiculaires répond à la partie du corps qui commence au second segment de la larve de l'Amphioxus, il est clair que l'on ne peut établir aucun rapprochement entre les fentes branchiales des Céphalocordes et les orifices respiratoires des Urochordes. Les fentes branchiales de l'Amphioxus sont elles comparables à celles des Vertébrés? C'est là une question qu'il nous paraît bien difficile de résoudre affirmativement si l'on tient compte des données embryologiques. Mais la discussion de ce problème ne rentre pas dans le cadre du présent travail. Il nous suffira de faire remarquer que si l'on ne peut établir aucun rapprochement entre les canaux respiratoires des Tuniciers et les fentes branchiales de l'Amphioxus, il est bien plus difficile encore de considérer comme homologues des formations aussi différentes que les organes respiratoires des Ascidiens et les fentes branchiales manifestement métamériques des Vertébrés proprement dit.

N'existe-t-il chez la larve de l'Amphioxus aucun organe comparable aux canaux branchiaux des Tuniciers?

Hatschek a montré que la vésicule hypoblastique précordale de l'Amphioxus donne naissance à deux culs de sac latéraux, l'un droit, l'autre gauche, auxquels il a donné le nom de *saccules endodermiques*.

Ces extroflexions, paires et symétriques au début, évoluent différemment à droite et à gauche. L'une et l'autre s'étranglent à leur base et finissent par se séparer complètement du tube intestinal. La vésicule précordale, après avoir engendré ces saccules latéraux, subit un mouvement de retrait; elle s'éloigne de l'extrémité antérieure du corps. Le saccule droit se distend considérablement et son épithélium, cylindrique d'abord, se transforme peu à peu en un épithélium pavimenteux simple. Il envahit toute l'extrémité céphalique de la larve, sous la notochorde. Le saccule gauche reste arrondi et conserve une paroi épaisse. Tandis que celui de droite s'étend de plus en plus en avant, celui de gauche reste à l'extrémité postérieure du prolongement céphalique, un peu en arrière du renflement antérieur du tube médullaire. Au moment où le jeune animal commence à vivre de sa vie larvaire, le saccule gauche s'ouvre à l'extérieur par un petit orifice qui siège sur la face latérale correspondante de la tête. Ce saccule avait déjà été décrit par Kowalevsky et considéré par lui comme un organe de sens énigmatique (Eigenthümliches Sinnesorgan).

Il existe une analogie remarquable entre la génèse de ces saccules et le développement des culs de sac hypoblastiques qui, chez les larves de Clavelines, interviennent dans la formation des canaux branchiaux. Comparer les figures 113, 114, 121 et 122 de Hatschek avec la figure 1 de notre planche IX. Nous avons remarqué à diverses reprises une certaine asymétrie entre les organes branchiaux droit et gauche chez les Ascidiens. C'est ainsi que les deux invaginations épiblastiques, dites vésicules cloacales, sont presque toujours inégalement développées et l'une est toujours un peu en avance sur l'autre. Il en est de même pour les culs de sac hypoblastiques (fig. 1, pl. IX). Enfin nous avons signalé l'asymétrie qui se remarque dans les cavités péribranchiales chez la *Phallusia scabroïdes* (fig. 1 et 3 de notre mémoire sur la Phallusie scabroïde).

L'analogie est bien plus frappante encore entre les processus génétiques signalés par Hatschek et les phénomènes du développement des cavités péribranchiales chez les bourgeons des Ascidies sociales et composées. Ici aussi les diverticules endodermiques se séparent complètement du tube alimentaire.

De même que les tubes branchiaux d'origine hypoblastique se mettent en communication avec l'extérieur chez les Ascidiens par la formation des orifices branchiaux externes (orifices des vésicules dites cloacales), de même, chez l'Amphioxus, tout au moins le saccule gauche va s'ouvrir à l'extérieur. Il y a donc des analogies remarquables entre les saccules endodermiques de l'Amphioxus et les canaux branchiaux des Tuniciers. Sans vouloir être du tout affirmatifs sur ce point, nous pensons qu'il pourrait y avoir là plus que de l'analogie et l'homologie entre ces formations ne nous semble nullement impossible. Quant aux fonctions des saccules droit et gauche chez l'Amphioxus, elles sont tout à fait énigmatiques, et l'opinion de Kowalevsky qui voit dans le saccule gauche un organe de sens particulier est certes fort problématique.

Le cœur des Tuniciers et le cœur des Vertébrés.

Si l'on étudie la constitution de l'organe cardiaque chez une Ascidie adulte et si on le compare au cœur d'un Vertébré, tel qu'il se trouve constitué au début de son développement, l'on est fort naturellement amené à penser que l'organe central de la circulation d'un Tunicier est homologue à celui d'un Vertébré.

De part et d'autre le cœur siège typiquement sous l'œsophage, à l'extrémité postérieure de l'artère branchiale primaire; les rapports avec l'appareil branchial sont les mêmes. De part et d'autre, le myocarde et l'ectocarde procèdent du feuillet viscéral du péricarde primitif; chez les Tuniciers comme chez les Vertébrés, le cœur est logé dans un sac péricardique. La seule différence que l'on constate résulte de l'absence complète, tout au moins chez certains Tuniciers, peut-être chez tous, d'un endothélium cardiaque. Mais cette différence perd beaucoup de son importance quand on se rappelle d'une part que tous les vaisseaux sont dépourvus, chez ces Tuniciers, de revêtement endothélial, d'autre part que chez les Vertébrés comme chez les Tuniciers, les vaisseaux sont au début de simples trouées à travers le mésenchyme et que ce n'est que secondairement que les cellules conjonctives disséminées dans la trame conjonctive, au voisinage des trouées vasculaires, se transforment autour des espaces sanguins en cellules endothéliales. Ces considérations avaient conduit l'un de nous à penser que le sac péricardique des Tuniciers est homologue à celui des Vertébrés.

Nos études ultérieures sur la genèse des organes cardiaques nous ont amené à douter du bien fondé de ce rapprochement et la connaissance que nous avons acquise du développement du cœur chez la Claveline nous a fait adopter une manière de voir toute opposée à celle, dont nous nous attendions à trouver la confirmation dans les données embryologiques.

Il ressort de l'exposé que nous avons fait, dans le cours de ce travail, de nos recherches sur la formation des organes cardiaques.

1° Qu'il y a lieu de distinguer, chez la Claveline, divers organes qui tous se rattachent à l'évolution du cœur : les formations procardiques, le sac péricardique et l'épicarde.

2° Que tous ces organes procèdent d'un ébauche double.

3° Que cette ébauche double à laquelle nous avons donné le nom de procarde, est formée virtuellement d'abord, puis en réalité de deux diverticules du sac branchial et par conséquent de l'hypoblaste.

4° Que ces deux diverticules se confondent bientôt, au voisinage de leur extrémité aveugle, en un saccule unique et médian, communiquant avec la cavité digestive par deux conduits séparés. Ce saccule qui se sépare secondairement de ses conduits ou tubes épicardiques constitue l'ébauche du sac péricardique.

5° La paroi cardiaque se développe aux dépens de la partie supérieure du sac péricardique, après que celle-ci s'est invaginée dans la moitié inférieure restée convexe du saccule primitif.

6° Les tubes épicardiques, après s'être séparés du sac péricardique, s'accolent de nouveau, au voisinage de leur extrémité aveugle, puis se confondent, dans cette région, en une cavité unique, superposée au canal cardiaque et désignée pour ce motif sous le nom de sac épicardique. Les deux orifices de communication primitifs entre l'épicarde et le sac branchial persistent; on les trouve, au fond de sac branchial, entre le fond de l'endostyle et l'entrée de l'œsophage, aux deux côtés du plan médian.

Chez tous les Tuniciers, comme chez l'Amphioxus et chez les Vertébrés, l'on peut distinguer deux grands courants sanguins : l'un sous-intestinal ou hypobranchial, l'autre sus-intestinal ou épibranchial. Le cours du sang est inverse dans les deux courants : sous l'appareil branchial le sang coule d'arrière en avant; au-dessus de l'appareil intestinal il coule d'avant en arrière. Le sang passe du courant hypobranchial dans le courant épibranchial par des canaux arciformes, en remontant les faces latérales de la région branchiale du tube digestif.

Il nous paraît évident que le courant ventral des Tuniciers est homologue de la portion sous-intestinale de l'appareil circulatoire de l'Amphioxus et des Vertébrés, que le courant dorsal des Tuniciers est homologue de l'ensemble des vaisseaux aortiques des Vertébrés et de l'Amphioxus. Ceci, revient à dire que, dans les formes ancestrales d'où sont issus les Urochordes, les Céphalocordes et les Vertébrés, le sang suivait un trajet semblable à celui que nous rencontrons actuellement dans ces trois groupes de Chordés : sous le tube digestif existait un grand courant postéro-antérieur; au-dessus du tube digestif un courant antéro-postérieur et ces grandes lignes de l'appareil circulatoire se retrouvent actuellement chez toutes les formes issues de ces formes primitives.

Deux remarques doivent prendre place ici :

La première c'est que nous avons fait abstraction, dans ce qui précède, du fait général chez les Tuniciers du renversement rythmique du torrent circulatoire. Cette particularité distinctive de la circulation des Urochordes a probablement pris naissance chez les ancêtres immédiats des Tuniciers, après la formation des organes cardiaques si caractéristiques de ces animaux. Nous chercherons à établir plus loin que le cœur des Tuniciers constitue un organe exclusivement propre aux Urochordes, qu'il n'est pas homologue du cœur des Vertébrés et que les organes centraux de la circulation ont fait leur apparition, non pas chez les formes ancestrales qui ont donné naissance à tous les Chordés, mais bien chez les formes plus récentes dont les unes constituent la souche des Tuniciers, les autres le tronc commun des Vertébrés. Nous pensons que les inversions du torrent circulatoire ont commencé à se produire seulement après l'apparition du cœur et peut-être trouvera-t-on l'explication de ce phénomène, unique dans le règne animal, dans la génèse si particulière des formations cardiaques des Urochordes.

Une seconde remarque qui trouvera sa place ici, c'est que chez les Annélides, comme chez les Arthropodes, les courants sanguins principaux présentent les mêmes caractères que chez les Chordés : si l'on renverse un Annélide ou un Arthropode de façon à ce que la chaîne ganglionnaire vienne occuper une position dorsale comme chez les Chordés, si l'on considère comme dorsale la face neurale, comme ventrale la face opposée, l'on trouve que chez eux aussi le sang court d'arrière en avant dans les vaisseaux sous-intestinaux, d'avant en arrière au contraire dans les grands vaisseaux sus-intestinaux.

Chez les Vertébrés comme chez les Tuniciers un organe central de la circulation apparaît dans le cours du développement de l'embryon. La couche musculaire cardiaque procède, chez les uns comme chez les autres, d'un épithélium péricardique et le cœur complètement développé proémine dans un sac clos d'ordinaire, qui a reçu de part et d'autre le nom de péricarde. De plus, dans les deux groupes, cet organe, fonctionnant à la façon d'une pompe alternativement aspirante et foulante, s'est développé sur le trajet du courant sous-intestinal et siège en arrière de la portion antérieure du tube digestif laquelle préside à l'hœmatose du sang.

Et cependant le cœur des Tuniciers n'est pas homologue de celui des Vertébrés : il se développe chez les Urochordes aux dépens d'un tout autre organe et d'une toute autre manière que celui des Vertébrés.

Chez la Claveline, et il en est probablement de même chez tous les Tuniciers, le cœur se développe aux dépens de l'hypoblaste branchial; le sac péricardique communique au début avec la cavité digestive, et le mésoblaste n'intervient en rien, ni dans la formation du cœur, ni dans la génèse du péricarde. Le myocarde est hypoblastique et la cavité péricardique n'est pas un espace entérocélien.

Au contraire, chez les Vertébrés, le péricarde procède tout entier du mésoblaste; la cavité péricardique est une partie séparée de l'espace pleuro-péritonéal; le myocarde dérive du mésoblaste; l'espace péricardique est une partie de l'entérocèle.

A moins de dénier toute valeur aux données embryologiques, l'on ne peut songer à considérer comme homologues des organes aussi différents par leur génèse. Cette conclusion nous conduit à penser que les formes ancestrales, qui représentent le tronc d'origine des Chordés, étaient dépourvues d'organe cardiaque et qu'un cœur s'est constitué seulement chez les descendants de ces types primitifs.

Des organes tout différents, le sac branchial d'un part, les cavités cœlomiques de l'autre, ont fourni les éléments aux dépens desquels se sont développés les muscles, dont les contractions rythmiques ont pu contribuer à régulariser la circulation des liquides nutritifs.

Un fait qui vient singulièrement à l'appui de notre opinion c'est l'absence totale, chez l'Amphioxus, de toute formation péricardique : il n'existe pas chez cet animal de cœur proprement dit. La contractilité acquise par les parois vasculaires a suffi pour assurer, chez les Céphalochordes, le cours régulier de la circulation sanguine.

La formation d'un épicarde, qui se rattache si intimement, chez les Tuniciers, à la génèse du péricarde et du cœur, a eu pour cet embranchement une autre conséquence, c'est de rendre possible la multiplication par bourgeonnement. L'on sait, en effet, que la lame épicardique ou cloison stoloniale, simple prolongement de l'hypoblaste branchial, procédant de cette partie de l'endoderme de la Gastrula qui n'engendre, ni chorde dorsale, ni mésoblaste, qui concentre en elle toutes les propriétés de l'endoderme primitif, est la condition de la polyzoïcité de beaucoup de Tuniciers. Elle fournit aux bourgeons leur vésicule interne d'où procèdent tout au moins tous les organes hypoblastiques, qui dérivent de l'endoderme larvaire.

Les organes sexuels des Ascidiens.

Nous avons montré plus haut que les organes sexuels des Ascidiens dérivent d'une ébauche très simple. Cette ébauche, unique pour les deux appareils, consiste en un saccule médian (Claveline), qui se subdivise secondairement en un saccule mâle et un saccule femelle communiquant entre eux. La cavité commune débouche dans le cloaque. L'ébauche primitive procède toute entière des cellules du mésenchyme et par conséquent des bandes mésoblastiques. Les produits sexuels, œufs et spermatozoïdes, naissent aux dépens des cellules épithéliales des saccules sexuels. Chez la Pérophore et chez la Claveline les appareils sexuels conservent pendant toute la vie leur simplicité primitive : tout l'appareil femelle consiste en un large boyau partiellement tapissé par un épithélium germinatif; l'appareil mâle se complique légèrement par la formation de lobules testiculaires débouchant dans un conduit unique, que l'on désigne sous le nom de canal déférent. L'étude de l'appareil sexuel de la Claveline nous a conduits à cette conclusion que les organes sexuels, simples en apparence, sont en réalité doubles, en ce sens qu'il existe deux ovaires latéraux déversant leurs produits dans une cavité unique et médiane; celle-ci communique avec le cloaque. Elle nous a montré aussi que la position typique de l'appareil sexuel est la même que chez les Vertébrés : les organes de la génération siègent au-dessus et sur les côtés du tube digestif médian, en dessous du système nerveux central (cordon ganglionnaire viscéral).

Si de l'ontogénèse on peut conclure à la phylogénèse, il est permis de supposer que l'appareil sexuel hermaphroditique des Ascidiens actuels procède d'un prototype, consistant en une cavité unique et médiane sous-jacente au système nerveux et placée au-dessus du tube digestif médian; cette cavité, délimitée par un épithélium, produisait, à droite et à gauche du plan médian, des œufs et des spermatozoïdes qui, arrivés à maturité, tombaient dans la cavité sexuelle avant d'être éliminés. A droite et à gauche de la ligne médiane règnait une bande d'épithélium germinatif moitié mâle, moitié femelle.

S'il est un appareil qui dans le cours de l'évolution phylogénique n'a pu disparaître, qui, une fois formé, a du se maintenir dans ses parties essentielles et n'a pu subir que des modifications d'ordre secondaire, c'est bien l'appareil sexuel. Certes l'évolution ontogénique des organes sexuels aura pu subir, dans la succession des générations, des modifications importantes, voire même des réductions ou des extensions; mais l'ovaire produisant des œufs, le testicule engendrant des zoospermes n'ont pu cesser d'être homologues aux ovaires et aux testicules des formes ancestrales même les plus éloignées. De même que nous croyons à la continuité indéfinie des produits sexuels, de même nous pensons que les organes sexuels ont pu se modifier, mais jamais disparaître pour être remplacés par des organes de formation nouvelle. Nous avons en vue bien entendu, non pas les organes accessoires qui servent à éconduire les produits sexuels, mais bien les organes formateurs des œufs et des zoospermes.

Nous devons nous demander quelle pouvait être, dans les formes ancestrales d'où sont issus les Tuniciers, la constitution des organes sexuels.

Avant d'exprimer l'opinion que nous nous sommes formée à cet égard, il importe de faire connaître comment, en se fondant sur les données de l'embryologie, on peut se représenter ces formes ancestrales.

La comparaison du développement des Ascidiens avec celui de l'Amphioxus permet de supposer que les uns et les autres dérivent d'organismes allongés, vermiformes et segmentés. La segmentation résultait de la présence aux deux côtés du plan médian, de saccules mésoblastiques, primitivement en communication avec l'intestin ou, en d'autres termes, d'un enterocèle incomplètement subdivisé par des cloisons transversales ou dissépiments. Un système nerveux central consistant en une plaque médullaire, délimitant soit une gouttière ouverte dans toute sa longueur, soit plus probablement une cavité tubulaire, régnait dans toute la longueur du corps. Sous le système nerveux s'était constitué, aux dépens d'une gouttière médio-dorsale, ouverte dans l'archenteron, un organe tubulaire ou un cylindre plein, la notochorde, qui s'est transmise à tous les Chordés. Des muscles longitudinaux, nés de l'épithélium des diverticules cœlomiques, aux deux côtés de la notochorde, constituaient les organes actifs de la locomotion.

L'extrémité antérieure du corps se distinguait du tronc proprement dit en ce que, dépourvue de saccule cœlomique et privée de la notochorde, elle logeait une vésicule préchordale hypoblastique. Le long du plancher de cette vésicule, l'épithélium présentait quatre bandes parallèles de cellules mucipares. Le stomodœum débouchait dans cette portion préchordale du tube digestif. A la limite entre le premier et le second segment un diverticule hypoblastique, né du plancher de l'enteron, renflé en un cul de sac dans la moitié droite du corps, se continuait dans la moitié gauche et s'ouvrait sur la face latérale gauche. La partie du corps située en avant du second segment du tronc était probablement distendue et présentait un diamètre plus considérable que le reste du tronc. Conformément à l'opinion de Balfour, il existait probablement des organes papilliformes au voisinage de la bouche, pour permettre à l'organisme de se fixer temporairement.

L'anus était situé à l'extrémité postérieure du corps; à cet orifice aboutissait, en même temps que le tube digestif, la gouttière médullaire ou le tube médullaire, ouverts à leur extrémité postérieure.

Les somites mésoblastiques communiquaient les uns avec les autres, dans la moitié inférieure du tronc, de façon à constituer un enterocèle unique, quoique segmenté du côté du dos, comme chez la plupart des Annélides actuels.

Le système vasculaire consistait dans un système de lacunes formant ensemble un schizocèle, interposé entre les formations épithéliales voisines. Il existait, sous le tube digestif, un espace lacunaire longitudinal; au-dessus du tube digestif et en dessous du système nerveux, un autre espace sanguin. La direction du courant sanguin était postéro-antérieure du côté ventral, antéro-postérieure du côté dorsal. Des communications arciformes mettaient en communication les lacunes longitudinales, notamment à l'extrémité antérieure du corps, aux côtés de la vésicule préchordale de l'enteron et des premiers segments du tronc. Des éléments cellulaires libres, dérivant des épithéliums somatique et splanchnique du mésoblaste, circulaient sous la forme de globules du sang; ils ont pu donner naissance çà et là à des éléments fixes de tissu conjonctif et engendrer un mésenchyme secondaire. Peut-être les vésicules cœlomiques remplissaient-elles, au moins dans certaines de leurs parties, une fonction rénale, et rejetaient-elles à l'extérieur leurs produits excrétoires, soit qu'elles restassent en communication avec l'entéron, soit que des orifices semblables à ceux qui existent chez beaucoup d'Anthozoaires, par exemple aux extrémités des tentacules des Actinies, les missent en communication avec l'extérieur.

La respiration s'accomplissait probablement, au moins en partie, par la partie antérieure du tube digestif où, grâce à la pénétration et à la sortie alternative de l'eau par la bouche, comme on l'observe chez quelques Annélides actuels (Eisig), une ou plusieurs paires de poches latérales ont pu se former entre les arcs vasculaires. Chez les descendants de ces formes ancestrales ces diverticules latéraux de l'enteron respiratoire se sont ouverts à l'extérieur, aux faces latérales du corps, (une paire dans le groupe des Tuniciers (diverticules préchordaux), huit ou neuf chez les formes qui ont donné naissance aux Vertébrés (diverticules segmentaires), un grand nombre chez les Céphalochordes.)

Des organismes constitués comme les formes hypothétiques que nous venons de définir et que nous désignons sous le nom de Protochordes présentaient l'ensemble des caractères distinctifs communs aux Urochordes, aux Céphalochordes et aux Vertébrés que nous considérons comme trois rameaux distincts de la souche primitive.

Les Archiannélides actuels et plus particulièrement les Protodriles se rapprochent beaucoup de nos Protochordes hypothétiques, si l'on fait abstraction de la notochorde.

Il est évident que de très légères modifications ont du permettre, à des organismes constitués à la façon de nos Protochordes, de se mouvoir les uns sur la face neurale, les autres sur la face opposée; chez les premiers, le système nerveux central était ventral, chez les seconds, dorsal. Balfour a fait valoir des considérations très sérieuses en faveur de l'idée, d'après laquelle le cerveau des Annélides serait homologue au proencéphale des Chordés. L'étude du développement des Ascidies nous a montré que le système nerveux central se constitue au début de deux moitiés latérales simplement adjacentes l'une à l'autre. Il est permis de croire qu'il en est de même chez les Annélides, qu'il en a été ainsi chez les premières formes segmentées. L'on conçoit fort bien dès lors la possibilité d'un déplacement de la bouche suivant le plan médian. En admettant que des vers annelés, ayant un système nerveux constitué à la façon de celui des Protodrilus, ont précédé les Protochordes et ont été la souche de ces derniers, l'on peut s'expliquer la disparition de l'anneau œsophagien et la fusion des ganglions céphaliques avec les extrémités des cordes nerveuses ventrales, en admettant que la bouche a cheminé d'arrière en avant, le long du plan médian encore libre de toute cellule, chaque moitié du système nerveux innervant la moitié correspondante du corps. La bouche a pu en arriver à siéger entre les ganglions céphaliques, voire même en avant de ces derniers, qui se sont réunis entre eux, en arrière de la bouche, pour devenir le proencéphale des Protochordes. L'exemple des Péripates est là pour montrer que des connexions commissurales médianes peuvent disparaître dans le cours de l'évolution ontogénique. Nous pensons donc que la bouche des Protochordes peut-être homologue à celle des Annélides et que des déplacements de l'orifice buccal ont pu marcher de pair avec le renversement du corps chez les organismes segmentés, issus des Archiannélides primitifs, et qui sont devenus les Protochordes.

Il n'existe de chorde dorsale chez aucun Annélide; mais s'il est démontré qu'une gouttière hypoblastique a été la première ébauche, disons le prototype, des formations notochordales, l'on peut se rendre compte de la formation d'un semblable organe chez un Archiannélide, tout aussi facilement que l'on s'explique la formation d'un axe squelettique plein aux dépens d'un diverticule endodermique creux dans un tentacule de Cœlentéré. Il ne nous parait donc pas impossible de concevoir la formation des Protochordes aux dépens d'organismes constitués comme nos Archiannélides; les Chordés et les Vers Annélides peuvent être deux rameaux divergents issus d'une souche commune. Est-ce de cette façon qu'ont évolué les premiers organismes vermiformes à composition métamérique, ou bien les Protochordes et les Annélides sont ils issus séparément de formes plus primitives encore que les Archiannélides les plus inférieurs et ne réalisant pas encore les caractères distinctifs de ces derniers embranchements? l'on ne peut faire à cet égard que des hypothèses et l'on en est réduit à se lancer dans le domaine des spéculations purement gratuites.

Nous ferons observer que, dans la définition que nous avons donnée des Protochordes, nous n'avons fait que traduire sous une forme spéciale, conforme aux idées règnantes, les données morphologiques qui ressortent de l'étude comparée de l'Amphioxus et des Tuniciers. Nous avons cherché à mettre en évidence l'ensemble des caractères communs aux Urochordes, aux Leptocardes et aux Vertébrés, tels qu'ils ressortent de l'examen des phases successives de leur développement. Les hypothèses phylogéniques reposent exclusivement sur l'ensemble des données morphologiques et avant tout sur les renseignements fournis par l'embryologie.

A supposer que des organismes, constitués comme nous venons de le dire, aient existé et aient constitué la souche commune des Tuniciers, des Céphalochordes et des Vertébrés, comment se reproduisaient-ils? où et comment se formaient chez eux les œufs et les spermatozoïdes?

Les faits connus relativement à l'ovogénèse et à la spermatogénèse chez les vrais entérocéliens nous permettent de répondre à cette question. Chez les vrais entérocéliens les épithéliums cœlomiques constituent la source des éléments sexuels. Les œufs et les spermatozoïdes nés des cellules épithéliales du mésoblaste tombent dans l'enterocèle pour être de là rejetés à l'extérieur du corps.

Il en est ainsi chez les Vertébrés et chez les Annélides. Chez ces derniers, tantôt les produits sexuels se forment indifféremment dans tous les segments, tantôt dans des segments déterminés; tantôt les œufs et les zoospermes se forment chez des individus différents, tantôt dans des segments différents du même individu; parfois même un même segment engendre à la fois, chez le même individu, des œufs et des zoospermes; mais dans ce segment le lieu de formation est différent pour les produits des deux sexes.

Il est donc éminemment probable que, chez les Protochordes, comme chez les Annélides, les diverticules cœlomiques constituaient la source des produits sexuels.

Chez les Céphalochordes la composition segmentaire des organes sexuels est manifeste et il est éminemment probable que les ébauches de ces organes procèdent des épithéliums cœlomiques engagés dans les replis latéraux de la paroi du corps, qui servent à délimiter extérieurement la cavité dite péribranchiale. Le fait que les produits sexuels, arrivés à maturité, sont déversés dans la cavité péribranchiale par autant d'orifices distincts qu'il existe d'organes sexuels, tend à prouver que primitivement, avant la formation des replis péribranchiaux, les cavités cœlomiques débouchaient à l'extérieur. Chez les Protodriles l'expulsion des produits sexuels se fait aussi par des perforations de la paroi du corps. Le fait que chez les Céphalochordes les organes sexuels siègent dans la partie antérieure du corps est aussi intéressant à noter.

Il ressort de toute l'étude du développement des Ascidies que l'extrémité antérieure du corps et le premier segment du tronc ont pris, à partir des Protochordes, une importance croissante; par contre le reste du tronc a subi des modifications profondes, qui ont amené sa transformation en un organe exclusivement moteur. Le diverticule intestinal des Protochordes est devenu un organe important de digestion; communiquant avec l'extérieur, il a pu servir à l'élimination des résidus de la digestion. En même temps toute la partie du mésentéron, située en arrière de l'embouchure de ce diverticule, a pu s'atrophier. De même les cavités cœlomiques, à partir du deuxième segment, ont pu cesser de fonctionner comme organes sexuels et les diverticules mésoblastiques de la première paire, confondus en une cavité unique et médiane, ont seuls conservé la faculté de produire des œufs et des spermatozoïdes : ils ont constitué l'organe sexuel hermaphroditique des premiers Tuniciers. La cavité de cet organe n'est qu'un reste de l'enterocèle segmenté des Protochordes. L'on ne peut s'imaginer que cet organe sexuel, formé chez les premiers Tuniciers aux dépens des diverticules cœlomiques de la première paire, ait pu disparaître chez les descendants. Dans toutes les formes issues des types primitifs, l'organe sexuel a du consister en une cavité entérocélienne délimitée, tout au moins en partie, par un épithélium germinatif.

Il doit en être ainsi dans tous les représentants actuels du groupe ; l'entérocèle sexuel a pu se subdiviser secondairement en un organe mâle et un organe femelle, qui ont pu se compliquer l'un et l'autre, affecter tantôt une apparence dendritique comme chez les Phallusiadés, se diviser dans le sens de la longueur, de façon à se résoudre en deux parties latérales séparées l'une de l'autre, comme chez les Molgulidés, voire même se fragmenter en un grand nombre de parties comme chez les Cynthiadés; mais nous devons considérer l'ensemble des cavités sexuelles comme homologues à la cavité cœlomique du premier segment du tronc des Protochordes et de l'Amphioxus. Ces cavités représentent donc un dernier reste de la cavité cœlomique ou de l'enterocèle des formes ancestrales.

Ce que nous venons de dire de la cavité du corps s'applique également aux organes rénaux, qui consistent chez les Tuniciers en un nombre variable de vésicules épithéliales closes (une chez les Molgulidés, un grand nombre chez les Phallusiadés).

Chez les Entérocéliens, tels que les Annélides et les Vertébrés, l'épithélium cœlomique remplit en tout ou en partie les fonctions excrétoires : les organes dits segmentaires ne sont que des portions différentiées de l'épithélium péritonéal (Vertébrés). Il est probable que, chez les Protochordes, il en était de même et que la fonction rénale était dévolue à une partie de l'épithélium cœlomique.

Après la transformation de la plus grande partie du tronc des Protochordes en un organe exclusivement moteur, chez les premiers Tuniciers, le premier segment seul a pu servir à l'accomplissement des fonctions excrétoires et la partie de la cavité cœlomique délimitée par des cellules rénales s'est séparée de la partie chargée des fonctions germinatives, pour constituer une vésicule rénale, tout comme l'ovaire s'est séparé du testicule. La vésicule rénale a pu se résoudre en un nombre variable de parties comme l'appareil sexuel chez les Molgulides et les Cynthiadés.

Les cavités rénales représentent donc, avec les cavités sexuelles, l'entérocèle du premier segment du tronc des Protochordes. L'on objectera peut-être que ni les cavités sexuelles ni les organes rénaux ne sont, ontogéniquement parlant, des diverticules de l'enteron. La réponse à cette objection sera donnée dans le chapitre suivant où nous discutons la valeur anatomique des cavités du corps des Tuniciers.

Les cavités du corps chez les Tuniciers.

L'un des résultats principaux du présent travail c'est la démonstration de l'identité morphologique du mésoblaste des Ascidiens et des Céphalochordes. Il suffit de comparer les coupes transversales des larves de Claveline, au moment de la différentiation du mésoblaste, avec des coupes d'Amphioxus comme celles qui ont été figurées par Kowalevsky et Hatschek, pour reconnaître l'analogie des processus évolutifs dans les deux groupes. Il existe, pendant une courte période du développement, chez la Claveline, un entérocèle homologue au cœlome de l'Amphioxus. Mais, tandis que l'entérocèle persiste chez ce dernier, il disparait dans le cours du développement chez les Tuniciers et les ébauches mésoblastiques primitivement creuses deviennent solides. Il y a sous ce rapport un rapprochement fort significatif à établir entre les Tuniciers et les Vertébrés.

Chez les Vertébrés aussi le mésoblaste est solide; mais, en ce qui concerne la génèse du feuillet moyen, les Tuniciers se distinguent des Vertébrés en ce que si, chez ces derniers, l'on trouve encore des particularités qui plaident en faveur de l'origine entérocélienne du feuillet moyen et par conséquent de la cavité pleuro-péritonéale, jamais cependant il ne se développe chez eux de diverticules cœlomiques de l'endoderme. Chez les Tuniciers, au contraire, le mésoblaste apparait encore, à son extrémité antérieure tout au moins, sous la forme d'extroflexions latérales de l'archenteron; les cavités cœlomiques primitives s'oblitèrent dans le cours de l'ontogénèse. Chez les Vertébrés le processus évolutif primitif est plus profondément altéré. Chez les uns comme chez les autres le mésoblaste est formé, pendant une période de l'évolution individuelle, par une ébauche pleine et solide, interposée entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Cette circonstance n'empêche nullement de reconnaître, dans la cavité pleuro-péritonéale qui apparait secondairement dans cette ébauche, l'homologue de l'enterocèle archaïque de l'Amphioxus. Il ne peut donc y avoir aucune raison à priori qui empêche de considérer comme homologues au cœlome de l'Amphioxus certaines cavités du corps prenant naissance, pendant le cours du développement ontogénique des Tuniciers, dans les ébauches solides du mésoblaste. Pour appuyer cette conclusion nous pourrions invoquer ici l'exemple des Annélides ou celui des Arthropodes tout aussi bien que celui des Vertébrés.

L'on connait chez les Tuniciers et chez les Ascidiens en particulier un grand nombre de cavités distinctes. Laissant de côté celles qui sont manifestement des parties du tube digestif nous signalerons :

Les cavités péribranchiales et la cavité cloacale ;

La cavité péricardique et celle qui siège dans l'épicarde et jusques dans la lame épicardique (cloison stoloniale);

La cavité du cœur et les espaces vasculaires ;

Les cavités sexuelles;

Les cavités rénales;

Les grandes cavités du corps de certains Phallusiadés et des Ciona en particulier.

Cavités péribranchiales et cavité cloacale. — Kowalevsky, après avoir constaté la formation des cavités péribranchiales aux dépens de la vésicule hypoblastique, dans les bourgeons des Ascidies sociales et composées, a songé à les comparer aux diverticules cœlomiques des Echinodermes, des Sagitta et des Brachiopodes. Plusieurs auteurs ont accepté ce rapprochement et parmi eux il convient de signaler M. Della-Valle. Nous pensons avec Seeliger que l'on ne peut se fonder sur l'étude exclusive du développement des bourgeons pour faire des rapprochements de ce genre; l'histoire ontogénique de la larve doit être seule prise en considération, quand il s'agit de rechercher les homologies entre les Tuniciers et les autres groupes du règne animal. Or que voyons nous chez la larve? A une période reculée du développement il apparait, aux faces latérales de l'archenteron, des diverticules qui se rattachent à l'histoire du mésoblaste, qui représentent le mésoblaste et qui sont manifestement homologues des diverticules cœlomiques de l'Amphioxus.

L'on ne peut donc comparer à ces formations les saccules latéraux qui apparaissent beaucoup plus tard, dans la partie antérieure de la larve de la Claveline, aux cotés du sac branchial : ils ne contribuent en rien à la formation des tissus conjonctifs, des muscles et des éléments figurés du sang ; mais ils interviennent dans la formation de l'épithélium péribranchial concurremment avec l'épiblaste.

Quant à la cavité cloacale, qu'il convient de distinguer des cavités péribranchiales, comme le montre si bien l'histoire de la Phallusie scabroïde, elle n'est qu'une dépression de la paroi du corps dans laquelle débouchent les cavités péribranchiales.

Pour nous, comme pour Fol, Seeliger et la plupart de ceux qui se sont occupés récemment de la morphologie des Tuniciers, les cavités péribranchiales sont homologues aux canaux branchiaux des Appendiculaires. Ils nous représentent une paire de fentes branchiales considérablement distendues en de larges cavités. Des communications secondaires, caractéristiques de certains Tuniciers et qui ne présentent rien d'homologue, ni chez les Vertébrés, ni chez les Céphalochordes, se sont établies entre le pharynx primitif, qui est devenu le sac branchial, et les fentes branchiales primitives transformées en cavités péribranchiales. Les orifices externes de ces cavités (orifices branchiaux externes) s'ouvrent directement à la surface du corps chez les Appendiculaires; ils débouchent dans une dépression médio-dorsale de la surface du corps (cloaque) chez les autres Tuniciers.

Cavité péricardique et épicarde. — Les observations que nous avons rapportées plus haut ne laissent aucune doute quant à l'origine des cavités péricardique et épicardique : elles procèdent de diverticules du sac branchial et communiquent soit temporairement, soit définitivement avec la cavité branchiale. Nous ne connaissons ni chez l'Amphioxus, ni chez les Vertébrés, aucun organe homologue ni à l'une, ni à l'autre de ces formations. Il ressort clairement de l'étude du développement que le sac péricardique des Tuniciers n'est pas homologue au péricarde des Vertébrés et que les couches myocardique et ectocardique du cœur des Tuniciers sont simplement analogues, mais nullement homologues au myocarde et à l'ectocarde des Vertébrés. Le cœur des Tuniciers constitue une formation anatomique totalement différente du cœur des Vertébrés. La cavité péricardique des Vertébrés est une partie du cœlome : sa paroi dérive du mésoblaste. Les cavités péricardique et épicardique des Tuniciers sont des portions séparées de la cavité branchiale; leur paroi procède de l'hypoblaste. Nous sommes donc autorisés à croire que ces organes n'existaient pas chez les Protochordes; qu'ils ont du prendre naissance chez les premiers Tuniciers et qu'ils ont été transmis à toutes les groupes issus de ces formes ancestrales. L'on ne peut admettre en effet que si un organe central de la circulation avait existé chez les Protochordes, il ferait défaut chez les Céphalochordes, et qu'il aurait disparu chez les Vertébrés, pour être remplacé ensuite par un nouveau cœur, formé aux dépens d'organes différents, et de tous points analogue au cœur primitif.

La cavité du cœur et les espaces sanguins. — Cœur et vaisseaux. — L'histoire du développement des Ascidiens met en pleine lumière la signification des espaces vasculaires des Tuniciers, y compris la cavité cardiaque, qui n'est qu'une portion, endiguée par le sac péricardique, du grand courant sous-intestinal.

Il apparait très tôt entre l'épiderme et les organes internes, par écartement successif d'épithéliums d'abord adjacents, une large cavité, à laquelle Claus et avec lui Hatschek ont donné le nom de cavité primaire du corps (Primäre Leibeshöhle). Cet espace présente d'ailleurs tous les caractères du pseudocèle ou du blastocèle de Huxley. Les petites cellules qui constituent d'abord, à l'extrémité de chacune des bandes mésoblastiques, une formation pleine résultant de la transformation des saccules cœlomiques, se disséminent dans le blastocèle. Celui-ci s'étend bientôt, dans toute la longueur de la queue, sous la notochorde, à la place qu'occupait d'abord l'hypoblaste intestinal de la queue. D'après Kowalevsky ces cellules hypoblastiques se transformeraient en cellules rondes, qui se confondent avec celles qui proviennent de la résolution d'une partie du mésoblaste. Ce point mériterait d'être examiné de plus près. Toutes les cellules disséminées au début dans le blastocèle sont de forme arrondie; elles y sont suspendues dans une substance liquide ou semi-liquide, avec laquelle elles constituent le sang de la larve. Bientôt ces cellules se fixent çà et là; elles deviennent fusiformes ou étoilées, semblent sécréter autour d'elles une substance gélatineuse et donner naissance à un vrai mésenchyme. Ultérieurement un certain nombre de ces cellules se transforment en éléments musculaires. Ces transformations des éléments figurés du sang sont faciles à suivre aussi bien dans la larve que dans le bourgeon. Il en résulte une réduction progressive du blastocèle et sa transformation en un schizocèle, qui se compose de l'ensemble des espaces vasculaires de l'adulte.

Il est éminemment probable que les globules du sang, comme les cellules conjonctives, procèdent de cellules détachées des épithéliums cœlomiques. Les analogies que présentent, dans leurs grandes lignes, les systèmes circulatoires des Tuniciers, des Céphalochordes et des Vertébrés, permettent de supposer que les espaces vasculaires principaux se trouvaient constitués chez les Protochordes, et que la génèse de ces lacunes sanguines est celle que nous venons d'indiquer.

La résolution du mésoblaste solide en éléments cellulaires isolés et leur dissémination dans un blastocèle ne sont que l'exagération du processus qui a donné naissance aux éléments du tissu conjonctif et du sang chez les Protochordes; le blastocèle de la larve des Ascidiens n'est, de par son origine, que l'ensemble des espaces vasculaires des formes ancestrales. Il est probable que, phylogéniquement parlant, les espaces cœlomiques se sont progressivement réduits, au fur et à mesure que les formations conjonctives prenaient, dans l'extrémité antérieure distendue du tronc, une importance de plus en plus considérable et que les espaces vasculaires devenaient plus étendus et plus compliqués.

La signification des lacunes vasculaires étant ainsi déterminée, il importe d'attirer l'attention sur ce fait important que dans le cours de l'évolution ontogénique des Ascidies, l'on voit des portions du mésoblaste, épithélial par son origine, se transformer en un tissu qui présente tous les caractères du mésenchyme des Mollusques. Il est de toute évidence que ce tissu mésenchymatique, qui intervient pour une part importante dans la constitution de l'organisme des Tuniciers, ne peut-être comparé au mésenchyme des Hydroïdes et des Anthozoaires. D'une part il s'agit d'un tissu résultant de la dissociation de formations épithéliales, de l'autre d'une substance secretée au contact d'un épithélium, dans laquelle pénètrent ça et là des cellules isolées, détachées des épithéliums. C'est pourquoi l'un de nous a proposé de distinguer dans les tissus réalisant les caractères histologiques du mésenchyme, tel qu'il a été défini par les frères Hertwig, deux catégories de formations, qu'il importe de ne pas confondre et pour lesquelles il a proposé les noms de *mésenchyme secondaire* et de *mésenchyme primaire*. Le fait que chez les Ascidiens un *mésenchyme secondaire* résulte de la transformation de diverticules cœlomiques primitivement pourvus d'une cavité entérocélienne, enlève toute valeur principielle à la distinction que les frères Hertwig ont voulu établir entre le *mésenchyme* et le mésoblaste. Si, chez les Ascidiens, un mésenchyme résulte de la transformation d'un mésoblaste, le mésenchyme des Mollusques, des Bryozoaires et des Plathyelmes peut être, lui aussi, morphologiquement équivalent à un mésoblaste et par conséquent les Pseudocéliens peuvent être issus, aussi bien que les Tuniciers, de formes ancestrales pourvues d'un mésoblaste et d'un enterocèle : ils peuvent être, de par leur origine, des entérocéliens, c'est-à-dire issus d'organismes chez lesquels il existait un vrai cœlome délimité par un mésoblaste épithélial. Si l'on s'en rapportait à la structure de l'adulte, et si l'on ignorait ce que l'on sait aujourd'hui de leur développement ontogénique, l'on n'hésiterait pas à ranger les Tuniciers parmi les Pseudocéliens.

A supposer que, chez tous les Ascidiens, comme c'est le cas chez les Molgules anoures et chez les Salpes, le développement embryogénique soit raccourci et condensé, que la queue de la larve n'apparaisse plus même chez l'embryon, pourrait-on soupçonner que les Tuniciers sont issus de formes entérocéliennes et segmentées? L'exemple des Ascidiens est des plus significatifs à ce point de vue et si même il n'était pas démontré d'autre part, qu'en ce qui concerne les Mollusques notamment, les frères Hertwig se sont totalement trompés, en les rangeant parmi les Pseudocéliens, l'histoire du développement des Ascidiens serait de nature à faire douter singulièrement de la valeur de la division des Métazoaires bilatères en Pseudocéliens et Entérocéliens.

L'exemple des Vertébrés n'est pas moins significatif d'ailleurs : chez les Sélaciens l'entérocèle s'étend dans la tête, voire même en avant de l'arc maxillaire; le mésoblaste s'y transforme en un certain nombre de segments céphaliques, dont procèdent les organes mésoblastiques de la tête. Chez les Vertébrés supérieurs, l'on ne rencontre au début, dans la même région du corps, qu'un mésenchyme typique, qui engendre les mêmes organes que le mésoblaste des Sélaciens, sans que l'on puisse trouver chez eux ni cavités céphaliques, ni épithéliums mésoblastiques, ni aucune trace de segmentation du feuillet moyen. Il est évident que ce mésenchyme céphalique est morphologiquement équivalent au mésoblaste segmenté de la tête des Sélaciens et des Cyclostomes, qu'ici aussi il s'agit d'un mésenchyme secondaire. Mais tandis que, chez les Clavelines, l'histoire ontogénique fournit la preuve manifeste de l'altération cœnogénetique, chez les Vertébrés, le développement embryonnaire seul ne permettrait pas d'affirmer l'origine mésoblastique du mésenchyme céphalique.

Qu'est-ce donc alors qui pourrait nous autoriser à affirmer que, chez les Mollusques, les Bryozoaires, les Rotateurs et les Platyhelmes, il ne s'agit pas aussi d'un mésenchyme secondaire?

L'on peut se demander comment, dans le cours du développement phylogénique des Tuniciers, les diverticules cœlomiques du premier segment du tronc ont pu se transformer en un mésenchyme.

Quoique l'on ne connaisse en détail que les premières phases du développement de l'Amphioxus, que la seconde partie du mémoire de Hatschek, si impatiemment attendue, n'ait pas encore vu le jour, que l'on ne possède guère de renseignements jusqu'ici sur la génèse des tissus conjonctifs, des vaisseaux et du sang, l'on est autorisé à penser que les tissus conjonctifs procèdent des épithéliums cœlomiques et que les espaces sanguins ne sont que des trouées creusées dans ces tissus ou, ce qui revient au même, des lacunes laissées entre les organes d'origine épithéliale et délimitées par un tissu de secrétion.

La cavité périviscérale des Ciona. — Kupffer a fait connaître l'existence, dans le genre *Ciona*, d'une large cavité qu'il désigne sous le nom de cœlome ou cavité du corps. Chez les Ciona, le canal alimentaire (abstraction faite du rectum), le sac péricardique et les organes sexuels se trouvent logés, en arrière du sac branchial et des cavités péribranchiales, dans un large espace séparé des cavités péribranchiales par une cloison membraneuse transversale (septum). Celle-ci est tapissée à sa face antérieure par l'épithélium péribranchial, à sa face postérieure par une couche endothéliale; entre ces deux épithéliums plats existe une couche conjonctive vascularisée. L'œsophage et l'intestin perforent ce septum et l'endothélium de la face postérieure de la cloison s'étend sur la face externe de l'œsophage, de l'estomac et de l'intestin, pour constituer à ces organes un véritable revêtement péritonéal. Un revêtement semblable recouvre extérieurement les organes génitaux et le sac péricardique. Il existe ainsi une sorte de séreuse, à laquelle on peut distinguer un feuillet pariétal et un feuillet viscéral. Là où le septum se continue avec la tunique interne, l'endothélium péritonéal se continue à la face interne de la tunique, pour lui constituer un revêtement continu, qui fait partie du feuillet pariétal.

Kupffer fait observer qu'il existe dans le septum, du côté de la face ventrale du corps, un petit orifice, qui met le cœlome en communication avec la cavité péribranchiale. Grâce à cet orifice l'eau peut pénétrer dans la cavité du corps, ce qui arrive régulièrement lorsque l'animal se contracte énergiquement.

Roule, dans sa monographie de la *Ciona intestinalis*, donne une description très étendue de cet espace, auquel il donne indifféremment les noms de cavité générale du corps et de cavité générale postérieure; il ne mentionne aucune communication avec les espaces péribranchiaux.

Il est malheureusement difficile de se rendre compte, en se fondant sur les renseignements fournis par Roule, de l'origine et de la signification de cette cavité. Cet auteur donne le nom de cœlome et aussi de cavité générale du corps au blastocèle de la larve et il semble considérer la cavité générale postérieure comme un reste de la cavité générale primaire (notre blastocèle, primäre Leibeshöhle de Claus et de Seeliger). Seulement il ne paraît pas que Roule ait étudié l'organogénèse chez les Ciona et il semble que son opinion soit d'ordre spéculatif. Si sa manière de voir était exacte, la cavité générale postérieure des Ciona, que nous proposons d'appeler provisoirement l'*espace périviscéral*, afin de ne rien préjuger quant à sa signification, cet espace devrait communiquer avec les vaisseaux sanguins. Or, il résulte des observations de Kupffer aussi bien que de la description de Roule et des injections pratiquées par cet auteur, que l'espace périviscéral ne communique pas avec les lacunes sanguines. Il est éminemment improbable dès lors que l'espace périviscéral soit une partie du schizocèle de l'adulte et qu'il procède, comme le pense Roule, du blastocèle de la larve.

Quelle est la signification de cette cavité? Il n'est pas possible, sans recourir à l'embryogénie, de résoudre actuellement cette question et l'on en est réduit aux hypothèses. L'opinion d'après laquelle l'espace périviscéral serait une partie du blastocèle larvaire ou, ce qui revient au même, du schizocèle de l'adulte, étant écartée, il reste deux possibilités : ou bien cette arrière-cavité dépend des espaces péribranchiaux, ce qui expliquerait l'existence de l'orifice de communication signalé par Kupffer; ou bien, et c'est là, à notre avis, l'opinion la plus probable, elle constitue une dilatation de l'épicarde, auquel cas elle devrait communiquer non pas avec les cavités péribranchiales, mais bien avec le sac branchial. La circonstance, que Roule nie l'existence de toute communication avec les cavités péribranchiales, permet de douter de l'existence de l'orifice que Kupffer a cru observer. Roule a constaté que la cloison s'insère au sac branchial le long du sillon rétropharyngien (raphé postérieur). Si l'espace périviscéral répond à la cavité épicardique des autres Ascidiens, les communications avec le sac branchial doivent exister à droite et à gauche de ce sillon, à supposer toutefois que ces orifices persistent pendant toute la durée de la vie chez ces Ascidiens. Notre hypothèse, qui présuppose l'existence de ces orifices, rendrait bien compte aussi du fait affirmé par Kupffer de la pénétration de l'eau dans l'espace périviscéral. Elle peut s'appuyer sur une observation positive du même auteur, observation dont nous avons vérifié l'exactitude. Kupffer a trouvé qu'il existe régulièrement chez *Ciona canina* et *C. intestinalis* deux orifices symétriquement disposés au fond du sac branchial, aux deux côtés du sillon médian postérieur, lequel s'étend depuis l'extrémité postérieure de l'endostyle jusqu'à l'entrée de l'œsophage (sillon rétropharyngien). Ces orifices sont symétriques et conduisent, d'après Kupffer, dans la partie postérieure des cavités péribranchiales. D'ordinaire, l'un des orifices est plus grand que l'autre.

Le seul point que nous n'ayons pas pu confirmer, c'est que ces orifices déboucheraient dans les cavités péribranchiales. Il est possible, sans que nous soyons en droit de l'affirmer, que ces orifices conduisent au contraire dans l'espace périviscéral, auquel cas il deviendrait éminemment probable que cet espace est homologue à la cavité épicardique des autres

Ascidiens. Il resterait à vérifier, par l'organogénèse, les conclusions tirées de l'anatomie.

Les Cavités sexuelles et rénales. — Le développement des organes sexuels et des vésicules rénales chez les Ascidiens n'a rien de commun avec celui des glandes. Toute glande procède d'un épithelium, soit qu'elle siège dans l'épaisseur de cet épithelium, sous la forme d'une cellule glandulaire ou d'un amas de semblables cellules, soit qu'elle se trouve placée dans l'épaisseur des tissus sous-jacents; dans ce dernier cas, ou bien elle nait sous la forme d'un diverticule épithélial creux ou d'une ébauche solide, s'il s'agit d'une glande tubuleuse, acineuse ou tuboacineuse simple ou composée, ou bien, réduite à une cellule unique, elle ne consiste qu'en une cellule épithéliale développée dans la profondeur.

Dans le cours de leur évolution ontogénique, les organes génitaux et les vésicules rénales procèdent des cellules du mésenchyme ; elles se constituent dans l'épaisseur du feuillet moyen et, tandis que les vésicules rénales. délimitées par un épithelium simple, ne s'ouvrent jamais à l'extérieur, les cavités sexuelles, délimitées elles aussi par un épithelium, en partie seulement germinatif, s'ouvrent secondairement dans le cloaque.

Quelle est la signification morphologique de ces cavités délimitées par des épithéliums? Si l'on se fonde sur les données embryologiques seules, l'on arrive à constater qu'elles se développent tout autrement que des glandes; mais les éléments cellulaires, dont elles se constituent, proviennent en dernière analyse des extrémités antérieures des bandes mésoblastiques et par conséquent d'un épithélium cœlomique secondairement transformé en un mésenchyme.

Ce fait nous démontre que le processus génétique actuel des organes génitaux et rénaux des Ascidiens n'est pas un mode primitif. Car si, comme il résulte de la comparaison entre le développement des Clavelines et celui de l'Amphioxus, le mésenchyme des Ascidiens n'est pas une formation primitive, mais au contraire une particularité distinctive des Tuniciers, il est évident que les produits génitaux ont dû se former chez les formes ancestrales des Urochordes autrement que ne nous le montre l'ontogénèse des Tuniciers. Si, chez les Protochordes, au lieu du mésenchyme si développé chez les Ascidiens, le feuillet moyen était constitué par des formations épithéliales, ce n'est pas aux dépens d'un mésenchyme qu'ont pu se former les œufs et les zoospermes.

L'analogie avec d'autres formes entérocéliennes segmentées très-simples, les Archiannélides par exemple, permet de supposer que les produits génitaux ont dû se former chez les Protochordes aux dépens des épithéliums cœlomiques, tout ou partie de l'entérocèle faisant fonction de cavité génitale et aussi d'appareil urinaire. Après la constitution des premiers Tuniciers urodèles, c'est-à-dire après la réduction du tronc des Protochordes et sa transformation en un organe exclusivement moteur, la cavité du premier segment seule a pu servir à la génèse des produits sexuels et à l'accomplissement de la fonction rénale. Or, c'est le mésoblaste épithélial de ce premier segment qui, dans l'ontogénèse de la Claveline, se transforme totalement en un mésenchyme, aux dépens duquel naissent ultérieurement les organes génitaux et les vésicules rénales.

Il n'est pas possible d'admettre que les processus de l'organogénèse actuelle représentent l'histoire phylogénique des organes qui procèdent du feuillet moyen. Il faudrait admettre pour cela la disparition totale et permanente, chez certaines formes ancestrales, de l'entérocèle primitif (cavité du premier segment); il faudrait admettre que les œufs et les zoospermes soient nés directement de cellules mésenchymatiques disséminées dans le feuillet moyen.

Comment, dans ces conditions, ces produits auraient-ils pu arriver à l'extérieur? L'on ne peut concevoir que, dans le cours de l'histoire phylogénique des Tuniciers, la cavité entérocélienne génitale et rénale des formes ancestrales ait pu disparaître; la cavité cœlomique du premier segment ancestral a dû se perpétuer de génération en génération et se maintenir jusque chez les descendants les plus éloignés des formes primitives : les cavités sexuelles, telles qu'elles se présentent actuellement chez les Tuniciers arrivés à maturité sexuelle, ne peuvent être que la continuation directe de l'entérocèle primitif, ou, ce qui revient au même, de l'organe sexuel hermaphroditique des premiers Tuniciers. L'analogie nous porte à croire qu'il en est de même des vésicules rénales, si l'on se rappelle que les organes segmentaires ne sont en définitive que des portions différenciées des épithéliums cœlomiques, que les cavités de ces organes ne sont, de par leur origine, que des parties séparées du cœlome primitif (organes segmentaires des Vertébrés).

Mais tandis que les cavités sexuelles se sont maintenues de génération en génération dans tout le cours de l'histoire phylogénique du groupe, l'évolution ontogénique a pu se modifier lentement et de telle sorte que les cavités sexuelles et rénales, au lieu de dériver directement de l'entérocèle des diverticules cœlomiques, ont pu se former secondairement dans des groupes cellulaires, d'origine mésoblastique, séparés des épithéliums primitifs et disséminés dans le mésenchyme.

Nous admettons donc les stades suivants dans la phylogénèse des organes génitaux et rénaux.

1° L'entérocèle du premier segment fonctionne à la fois comme appareil sexuel mâle et femelle et comme appareil rénal; des portions diverses de l'épithelium cœlomique sont affectées à chacune de ces fonctions. L'épithelium sexuel et rénal nait directement, dans le cours de l'évolution individuelle, des diverticules cœlomiques; l'entérocèle est à la fois cavité sexuelle et rénale, le mésenchyme est très réduit chez l'adulte.

2° Il se développe encore, dans le cours du développement ontogénique, des diverticules cœlomiques ; mais l'ébauche creuse au début devient secondairement pleine; un mésenchyme se forme aux dépens d'une partie de ce mésoblaste solide ; le reste se creuse secondairement d'une cavité à la fois sexuelle et rénale. Seul le développement ontogénique est modifié.

3° Le mésenchyme prend plus d'importance ; le noyau mésoblastique, d'où dérive l'organe uro-génital, est d'abord très-réduit ; mais il prend plus d'importance chez l'adulte et se résoud en deux parties, dont l'une devient la vésicule rénale, l'autre la vésicule sexuelle.

4° Tout le mésoblaste se résoud, dans le cours de l'évolution ontogénique, en mésenchyme. Les amas cellulaires solides, dont lesquels se creuseront plus tard les cavités sexuelles d'une part, les cavités rénales de l'autre, se reconstituent dans le cours du développement. Dans ces amas pleins apparaissent secondairement les cavités.

5° Au lieu d'un amas cellulaire rénal il s'en forme plusieurs, d'où procèdent plusieurs vésicules rénales. La vésicule sexuelle tend à se subdiviser en deux vésicules, l'une mâle, l'autre femelle. Cependant ces deux organes n'en constituent encore qu'un seul en réalité. Sa cavité est commune aux deux appareils.

6° Le nombre des vésicules rénales devient considérable ; les organes mâles et femelles se séparent complètement l'un de l'autre et s'ouvrent séparément à l'extérieur, tandis que, au début, il n'existait qu'une communication unique pour l'organe entérocélien, à la fois sexuel et rénal.

Il ressort de l'ensemble des considérations qui précèdent et qui nous ont permis de formuler l'histoire hypothétique des changements subis, dans le cours du développement, par la vésicule entérocélienne du premier segment du tronc, que l'ensemble des vésicules rénales et des organes sexuels des Tuniciers est probablement homologue à la cavité cœlomique du premier segment du corps des larves urodèles et par conséquent de l'Amphioxus ; que toutes ces cavités sont des restes de l'entérocèle des ancêtres des Tuniciers.

Il en est des Tuniciers comme des Vertébrés : si nous prenons les Mammifères pour exemple, nous voyons le feuillet moyen être représenté d'abord par des cellules séparées les unes des autres et dépourvues de tout caractère épithélial. Ce n'est qu'au moment où apparait la fente cœlomique, que les cellules se groupent et se rangent les unes à côté des autres, au contact immédiat de la fente cœlomique, en un feuillet splanchnique et un feuillet somatique, présentant l'un et l'autre un caractère épithélial manifeste. Ici donc, comme chez les Clavelines, le feuillet moyen ne prend un caractère épithélial qu'après avoir affecté au début l'apparence d'un mésenchyme, et le caractère épithélial ne se manifeste que sur le pourtour du cœlome. Quant au cœlome, il se divise secondairement en un grand nombre d'organes, le péricarde, les plèvres, les canalicules urinifères (organes segmentaires), les canaux de Müller, le péritoine qui n'est en définitive qu'une cavité sexuelle, partiellement tapissée par un épithélium germinatif. Un pas de plus et ces cavités naîtront séparément les unes des autres dans des ébauches pleines, isolées les unes des autres. Et cependant toutes ces cavités distinctes, prises dans leur ensemble, sont homologues à une partie de l'entérocèle segmenté des formes ancestrales.

Les Tuniciers et l'Amphioxus sont ils des Poissons dégénérés?

L'on connait l'opinion que Dohrn a exprimée depuis longtemps au sujet de l'origine des Tuniciers. A en croire l'éminent créateur de la station zoologique de Naples, les Cyclostomes et les Céphalochordes ne seraient que deux chainons de la lignée ancestrale rattachant les Tuniciers aux Poissons. Il n'est pas nécessaire de rappeler ici la série des découvertes qui ont été le fruit de l'activité que ce naturaliste a déployée pour accumuler des arguments à l'appui de son hypothèse. La morphologie des Vertébrés a été fort bien servie par les recherches de Dohrn et les progrès récents réalisés en ce qui concerne l'anatomie et l'organogénèse chez les Poissons et les Cyclostomes sont dus, pour une part importante, à ses remarquables travaux. Mais quelque soit la valeur que l'on attribue aux résultats de ces recherches, l'on ne pourra méconnaître que les objections, qui s'opposent à l'hypothèse de Dohrn, sont loin d'être levées, que les arguments contre l'emportent de beaucoup sur les arguments pour et que, à s'en tenir aux données sur lesquelles Dohrn s'appuie, les probabilités ne sont guère en sa faveur.

Les faits que nous avons exposés plus haut concernant l'origine du cœur chez les Ascidiens ne nous paraissent pas seulement inconciliables avec l'hypothèse de Dohrn ; ils nous semblent démontrer à l'évidence que les Tuniciers ne sont pas issus des Poissons. L'on peut citer une foule d'exemples pour prouver que des organes de sens peuvent s'atrophier et même disparaître totalement ; des organes locomoteurs devenus inutiles dégénèrent ; les Cestodes et les Echinorhynques peuvent être cités pour montrer comment le tube digestif peut disparaître, sans laisser de traces, chez des animaux complètement adaptés aux conditions de la vie parasitaire ; mais il nous parait bien difficile de concevoir la disparition du cœur. Quelque soit le genre de vie d'un animal, il doit toujours être avantageux pour lui de posséder un organe capable d'assurer et de régulariser la circulation des liquides nourriciers. Nous n'avons pas à nous occuper ici des rapports généalogiques qui rattachent les uns aux autres, les Poissons et les Cyclostomes ; mais toute l'organisation aussi bien que le développement de l'Amphioxus et des Tuniciers nous paraissent plaider contre l'hypothèse, qui tend à faire considérer ces animaux comme des poissons dégénérés ; l'absence chez les Céphalochordes de tout organe homologue au péricarde et au myocarde des Poissons, la présence chez les Tuniciers d'un cœur tout différent de celui des Vertébrés, nous paraissent être, de toutes les objections que l'on peut soulever contre l'hypothèse de Dohrn, la plus puissante et la plus décisive. Il répugne de croire en effet que l'Amphioxus ait pu perdre le cœur, si utile à ses ascendants supposés, si indispensable à leur existence, qu'un arrêt quelque peu prolongé des contractions cardiaques entraîne inévitablement la mort. Après avoir perdu ce cœur ancestral, les premiers Tuniciers en auraient acquis un nouveau, qui aurait subsisté sans changer de caractères chez tous les Tuniciers sans une exception, depuis les Appendiculaires jusqu'aux Ascidies les plus compliquées, malgré les différences de taille, de genre de vie et d'habitudes, de forme et d'organisation. En quoi donc un cœur serait il moins utile à un Amphioxus qu'à une Lamproie ou à une Appendiculaire?

L'on peut en dire autant de l'appareil branchial. Si l'on admet que les fentes branchiales de l'Amphioxus sont homodynames des fentes branchiales des Cyclostomes et des Poissons, et c'est là une simple hypothèse qui ne repose pas à coup sûr sur les données embryologiques, le type Ammocète pour devenir Amphioxus a dû perdre les systèmes de lamelles branchiales éminemment favorables à la diffusion des gaz et acquérir par compensation un plus grand nombre de fentes branchiales. Il nous paraît éminemment peu vraisemblable que des organes si bien appropriés à l'exercice d'une fonction essentielle, indispensable à tout être vivant, aient pu disparaître et se réduire à tel point que, pour compenser leur insuffisance, de nouveaux organes aient dû apparaître. Mais pour voir dans les Tuniciers des Poissons dégénérés, il faut faire une nouvelle hypothèse plus invraisemblable encore : il faut admettre que les fentes branchiales métamériques des formes ancestrales ont totalement disparu sans laisser de traces et qu'elles ont été remplacées par des organes de nouvelle formation, tout à fait analogues, mais de valeur anatomique totalement différente. A moins de dénier toute valeur aux faits révélés par l'étude de l'organogénèse, il faut bien reconnaître que les stigmates des Tuniciers, voire même les canaux branchiaux, ne sont pas homologues aux fentes branchiales des Vertébrés.

Il est à remarquer que ce sont des considérations, d'un caractère exclusivement théorique et spéculatif, qui ont conduit Dohrn à formuler son hypothèse. Ce n'est que *a posteriori* qu'il a cherché à établir son opinion en invoquant des faits positifs. Dohrn le reconnait lui même : à la fin de sa cinquième étude, après avoir rappelé l'hypothèse ancienne, d'après laquelle les Tuniciers seraient les survivants actuels des formes ancestrales, d'où sont issus les Céphalochordes et les Vertébrés, il ajoute : " Dieser bisher allgemein gehegten

Anschauung habe ich die entgegengesetzte gegenüber gestellt: in Cyclostomen, Amphioxus und Tunicaten degenerirte und reducirte Fische zu erblicken. Der BEWEIS für die Richtigkeit dieser Hypothese ist freilich noch nicht erbracht, auch nicht einmal durch die hier gelieferte Auseinandersetzung von der Natur der Kiemenknorpel. Ich darf aber dennoch diesen Aufsatz mit dem Versprechen schliessen, dass ich der Beweis in einer der nächsten " Studien „ vollkräftig liefern werde, in denen aus einander gesetzt werden soll, wie gewisse Organe und Structuren der Cyclostomen, des Amphioxus und der Tunicaten nur erklärbar sind, wenn als ihre Vorfahren Fische angesehen werden, welche mit den heute lebenden Fischen die allernächsten phylogenetischen Beziehungen besassen. „

Cette promesse de fournir à bref délai un exposé des faits qu'il considère comme la démonstration péremptoire de la nouvelle hypothèse, a été tenue en effet. Dans sa VIII^{me} étude " Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und Tunicaten „ Dohrn fait connaître les observations qui, à ses yeux, établissent irréfutablement que l'Amphioxus et les Tuniciers sont des poissons dégénérés.

Jusqu'à quel point cette argumentation sera jugée suffisante et ralliera les morphologistes, c'est là une question que l'avenir se chargera de résoudre.

Toute l'argumentation de Dohrn repose 1° sur l'étude qu'il a faite de la glande thyroïde des Sélaciens et des Cyclostomes, et de la gouttière hypobranchiale des Tuniciers et de l'Amphioxus, 2° sur le rapprochement qu'il établit entre la fente de l'évent des Sélaciens, la pseudobranchie des Téléostéens, la gouttière dite pseudobranchiale des Cyclostomes et le sillon péricoronal des Tuniciers. Pour Dohrn la gouttière hypobranchiale des Cyclostomes et des Tuniciers aussi bien que le corps thyroïde des Vertébrés ne sont que les restes d'une paire de fentes branchiales, qui, chez les Poissons primitifs, aurait existé entre l'arc hyomandibulaire et l'arc hyoïdien. La glande thyroïde, si compliquée dans sa structure et dans son développement, telle qu'elle existe chez l'Ammocète, étant homologue de la gouttière hypobranchiale de l'Amphioxus et des Tuniciers, l'endostyle des Urochordes est aussi l'équivalent d'une paire de fentes branchiales devenues rudimentaires et dont l'ébauche s'est adaptée, chez les descendants dégénérés des poissons primitifs, à une fonction secrétoire.

D'autre part l'évent des Sélaciens apparaitrait encore chez l'Ammocète, où il constitue une première paire de fentes branchiales rudimentaires : ces fentes sont frappées d'un arrêt de développement ; elles ne s'ouvrent plus à l'extérieur ; elles se présentent sous la forme de deux gouttières épithéliales ciliées, situées aux faces latérales de la partie respiratoire du tube digestif, immédiatement en arrière du velum, en avant des premières fentes réelles. Ces deux gouttières se prolongent en bas et en arrière jusqu'à l'entrée de la glande thyroïde, tout comme les deux moitiés du sillon péricoronal des Ascidiens débouchent inférieurement dans la gouttière hypobranchiale, à l'extrémité antérieure de cet organe. Ce sillon péricoronal, qui ne fait défaut chez aucun Tunicier, serait donc homologue aux pseudobranchies des Poissons.

Pour juger la valeur de l'argumentation de Dohrn, il importe d'apprécier séparément les faits sur lesquels il s'appuie et les conclusions qu'il en tire.

Et d'abord résulte-t-il de ses observations que le corps thyroïde des Sélaciens soit l'équivalent d'une paire de fentes branchiales ?

Dohrn a montré qu'à un stade reculé du développement des Sélaciens, avant l'ouverture de la bouche, ou au moment même où la perforation buccale apparaît, quand il n'existe encore que deux fentes branchiales et que quatre seulement sont ébauchées, il apparaît à la partie ventrale antérieure de l'hypoblaste une petite excroissance solide. Cette ébauche apparaît sur la ligne médiane et procède de l'épithélium intestinal. A chaque côté de ce petit bourrelet épithélial court une artère branchiale ; en avant se voit la cavité céphalique de l'arc mandibulaire, entourée de cellules mésodermiques. Aux stades subséquents, cette ébauche pleine s'accroît d'avant en arrière vers le cœur; elle prend la forme d'une bouteille à long col; son fond commence à prendre un contour irrégulier; les inégalités qu'elle présente sont le premier indice de la formation des follicules. Il se forme des diverticules arrondis non-seulement aux côtés mais aussi en dessous et au-dessus du fond de l'ébauche, et bientôt ces diverticules se détachent du corps de l'organe pour constituer les premiers follicules, qui s'écartent plus ou moins de leur lieu de formation.

Cette formation de follicules s'accompagne d'une pénétration du mésoderme ambiant dans le corps glandulaire, qui prend par là les caractères d'une glande en grappe. Le mésoderme entraîne avec lui des vaisseaux. A chaque côté de la glande un petit arc artériel naît de la paroi antérieure de l'artère hyoïdienne, qui se dirige en avant, en dehors et enfin en haut dans l'arc hyoïdien.

La glande finit par se séparer de son lieu d'origine et, dans son accroissement ultérieur, elle se porte de plus en plus en arrière, de telle sorte qu'au lieu de rester entre la mâchoire inférieure et l'arc hyoïdien, elle siège plus tard en arrière de ce dernier, s'étire en longueur, se développe en largeur, reste aplatie et présente enfin la structure bien connue du corps thyroïde.

Dohrn se fondant sur la génèse des vaisseaux, des muscles et des cartilages, admet avec d'autres morphologistes, contrairement à l'opinion de Gegenbaur, que l'arc hyoïdien des Sélaciens se constitue en réalité de deux formations distinctes, un arc hyomandibulaire et un arc hyoïdien proprement dit entre lesquels existerait une fente branchiale virtuelle actuellement disparue.

Il admet que la glande thyroïde constitue le dernier vestige de cette paire de fentes branchiales qui ont dû exister entre l'arc hyomandibulaire et l'arc hyoïdien : “ Der oben gelieferte Nachweis von der doppelten Natur der Hyoïdbogens ergiebt nicht nur das Recht sondern geradezu das Postulat, die Thyreoïdea für die letzte Spur der einst hier bestanden habenden Kiemenspalte zu halten, oder aber nachzuweisen, was aus der von mir postulirten Kiemelspalte geworden sei. „

Nous avons cherché en vain dans le travail de Dorhn une démonstration quelconque de l'origine branchiale de la glande thyroïde des Sélaciens. A supposer même que vraiment l'arc hyoïdien des Sélaciens soit l'équivalent de deux arcs successifs entre lesquels une fente a du exister, il n'en résulterait pas encore hic et nunc que le corps thyroïde est un reste de cette fente, et fut-il même établi que la bouche des Vertébrés provient de la fusion de deux fentes branchiales, que l'hypophyse procède de deux fentes prébucales, que nous demanderions encore, avant de croire que la glande thyroïde a la même origine, des arguments décisifs et non pas une simple affirmation.

Qu'un organe unique et médian puisse avoir une origine double et latérale nous l'admettons sans difficulté. Mais avant d'affirmer pour un organe particulier cette dualité originelle, il faut que l'on ait trouvé, soit dans l'anatomie, soit dans le développement, sinon la preuve évidente, tout au moins des indices de cette dualité. Dohrn fait état de l'existence de deux artères thyroïdiennes l'une droite, l'autre gauche. “ Vor Allem ist es von grosser Tragweite, in der Arteria thyreoïdea noch das wesentlichste Attribut einer früheren Kiemenbildung zu besitzen. Ihr Ursprung aus dem vorderen Winckel der Hyoïdarterie, ihr Verlauf und Verbindung mit den Venen des Hyoïdbogens deuten augenscheinlich darauf hin, dass hier einstens eine vollkommen entwickelte Kiemenspalte bestand. „ Nous ne pensons pas que ces dispositions vasculaires aient la portée considérable que Dohrn leur attribue. Elles ne démontrent nullement la dualité originelle de l'organe, à plus forte raison ne prouvent-elles pas du tout que le corps thyroïde dérive de la fente branchiale supposée.

Un organe médian placé dans une région du corps où il n'existe que des artères latérales ne peut recevoir des artères nourricières que de ces vaisseaux latéraux et si ces vaisseaux sont symétriques par rapport à l'organe, rien d'étonnant à ce qu'il reçoive une branche artérielle de chacun d'eux.

Dohrn fait observer aussi que, chez beaucoup d'animaux, et chez les Amphibiens en particulier, le corps thyroïde se développe en donnant naissance à deux moitiés latérales et symétriques. Est-ce là une preuve que l'on puisse invoquer pour soutenir la dualité *primitive?*

Enfin, il invoque l'identité de structure entre le corps thyroïde et les produits abortifs de la dernière paire de fentes branchiales de la plupart des Sélaciens, sur lesquels Van Bemmelen a attiré l'attention. Que conclure delà? Cette analogie peut-elle être légitimement invoquée pour soutenir que le corps thyroïde lui aussi est une paire de fentes branchiales dégénérées?

En fait Dohrn n'a pas réussi à apporter à l'appui de son hypothèse une seule preuve décisive. Les considérations qu'il invoque ne sont pas même des demi preuves. Ce qui ressort de l'étude qu'il a faite du développement du corps thyroïde des Sélaciens, c'est que cette glande est, de par son origine, un organe unique et médian, et que rien dans son développement n'indique, qu'il faille lui attribuer une origine double, bien moins encore qu'elle ait aucun rapport génétique avec des fentes branchiales.

Dorhn a étudié le développement, chez l'Ammocète, de cet organe compliqué que W. Müller a le premier reconnu comme homologue du corps thyroïde des Vertébrés supérieurs d'une part, de la gouttière hypobranchiale de l'Amphioxus et des Tuniciers de l'autre. L'on possédait déjà des données assez complètes sur la génèse et l'évolution de cet organe, grâce aux travaux de W. Müller, de Calberla et d'A. Schneider et la plupart des morphologistes se sont ralliés à l'opinion formulée pour la première fois par l'éminent anatomiste d'Iena, quant à l'homologie entre cet organe et l'endostyle des Tuniciers.

En ce qui concerne le développement et la structure du corps thyroïde chez l'Ammocète, la description de Dohrn diffère moins de celle de ses devanciers, par les faits observés que par l'interprétation qu'il donne à ses observations.

D'après Calberla, la première ébauche de l'organe thyroïdien consiste en une gouttière, dépendant du plancher de la portion branchiale du mésenteron et s'étendant depuis l'extrémité antérieure de la région branchiale jusqu'à la quatrième fente branchiale. Bientôt après, l'entrée de la gouttière se rétrécit d'avant en arrière et d'arrière en avant; elle se réduit à un orifice placé entre les saccules branchiaux de la seconde et de la troisième paire. Schneider prétend que chez l'Ammocète arrivée à son complet développement cet orifice se trouve entre les orifices branchiaux internes de la 3ᵉ et de la 4ᵉ paire. Balfour affirme qu'il n'en est certainement pas ainsi chez les jeunes larves.

Quoique les toutes premières phases du développement de la gouttière thyroïdienne soient restées inconnues à Calberla, il semble résulter de ses observations et de ses figures, que la première ébauche de l'organe thyroïdien se rattache non pas à une paire déterminée et unique de fentes branchiales, mais bien à une série de fentes : elle résulte d'une descente progressive du plancher de la cavité branchiale entre la première et la quatrième fente.

Dohrn décrit et figure deux stades plus jeunes. Le premier indice du corps thyroïde se remarque chez de jeunes larves, chez lesquelles les saccules branchiaux antérieurs ont fait leur apparition. Sous la première paire de diverticules endodermiques latéraux, qui, d'après Dohrn, seraient homologues à l'évent des Sélaciens et à la pseudobranchie des Téléostéens, l'endoderme s'invagine en bas et un peu en avant, de sorte que, sur une coupe passant exactement par le plan médian, il semble que l'endoderme se termine en avant en deux diverticules divergeant à angle droit : le supérieur répond aux fentes pseudobranchiales, l'inférieur est la première ébauche du corps thyroïde. Entre l'extrémité antérieure du mésenteron et l'invagination épiblastique qui engendre le stomodœum, se voit une cloison membraneuse formée par une lame mésodermique dans laquelle montent les artères pseudobranchiales. Il n'est pas difficile de reconnaître, dans cette formation, les premières traces du futur velum.

A ce moment le cone artériel est formé; il se bifurque en avant en deux branches qui courent parallèlement l'une à l'autre, aux deux côtés de l'invagination thyroïdienne et montent ensuite le long des bords de la cloison membraneuse interposée entre le stomodœum et le mésenteron, cloison qui donnera naissance au velum. Ces branches vasculaires sont les artères branchiales antérieures, homologues aux artères de l'évent des Sélaciens.

Après 24 heures, l'on remarque que la lamelle mésodermique, engagée entre le diverticule thyroïdien et les saccules de l'évent, s'est étendue en arrière et constitue une cloison entre la glande thyroïde et les saccules de l'évent dirigés maintenant très obliquement. Le bord postérieur de cette cloison atteint déjà le milieu entre les saccules branchiaux répondant aux fentes définitives de la seconde paire. La cloison recouverte inférieurement par l'épithélium thyroïdien est tapissée supérieurement par l'épithélium qui dépend des saccules de l'évent. Et si la glande semble s'ouvrir maintenant entre les fentes branchiales de la seconde paire ce n'est là qu'une apparence trompeuse : par son origine son orifice se rattache à la région du mésenteron qui donne naissance latéralement aux saccules branchiaux homologues de l'évent des Sélaciens.

L'extrémité postérieure du saccule thyroïdien répond, à ce stade, au niveau de la quatrième fente branchiale réelle, où son plancher se continue simplement dans la paroi endodermique du mésenteron, après avoir formé une saillie.

Après une nouvelle période de 36 heures, l'on trouve la cloison de séparation antérieure étendue jusqu'à la limite entre la 3^e et la 4^e fente branchiale (la fente de l'évent comprise). A sa rencontre progresse une cloison qui procède du bord postérieur de l'invagination thyroïdienne et tend à séparer du mésenteron l'extrémité postérieure du corps thyroïde. Les deux cloisons se confondent sur les côtés, d'où résulte la formation d'une sorte de diaphragme, séparant la la cavité branchiale du saccule thyroïdien, mais présentant en son milieu un orifice de communication entre les deux cavités.

Dohrn décrit ensuite les phénomènes qui amènent la complication progressive de l'ébauche et la transforment dans l'organe glandulaire si particulier et si compliqué que A. Schneider a le premier bien décrit.

Cette seconde période de l'évolution n'a qu'une importance très secondaire pour la question qui nous occupe ici. Nous relevons cependant dans la description de Dohrn une observation qui nous paraît intéressante et importante : il a remarqué que tous les processus évolutifs intéressent d'abord l'extrémité antérieure de l'organe et ne s'étendent que secondairement à son extrémité postérieure : " Wie denn überhaupt alle Umbildungen, die das Organ betreffen, von vorn ihren Ausgang nehmen. „

Dohrn représente et considère l'ébauche thyroïdienne comme une dépendance de la partie tout-à-fait antérieure du mésenteron branchial; il la rattache étroitement aux ébauches des saccules, qu'il considère comme homologues des fentes de l'évent des Sélaciens et les termes mêmes dont il se sert témoignent de cette conviction. La démonstration de semblables rapports, si elle eut été faite, eut présenté en effet une très grande importance. Car pour établir que la glande thyroïde n'est, de par son origine, qu'une paire de fentes branchiales ayant existé, chez les ancêtres des poissons, entre l'arc hyomandibulaire et l'arc hyoïdien, il importe que l'on puisse démontrer par le développement que chez les Cyclostomes, comme chez les Sélaciens, la première ébauche du corps thyroïde siège en avant des fentes hyoïdiennes, entre celles-ci et les fentes de l'évent.

A s'en rapporter à la description de Dohrn, la génèse du corps thyroïde serait conforme aux exigences de l'hypothèse; mais si l'on consulte ses figures, l'on ne peut s'empêcher de trouver que les choses ne sont nullement aussi claires et que l'idée préconçue a exercé une influence considérable sur la manière dont les faits sont présentés.

Si l'on considère le plus jeune stade, représenté planche 5, figure 9 du mémoire de Dohrn, l'on y voit une dépression du plancher du mésentéron branchial, s'étendant d'avant en arrière entre les saccules branchiaux marqués par les chiffres 1, 2 et 3 et répondant aux fentes des trois premières paires, y compris le diverticule considéré comme homologue à la fente de l'évent.

Aux stades suivants, figures 10 et 11, la gouttière hypobranchiale intéresse le plancher du mésenteron branchial jusques et y compris la quatrième peut être même la 5e paire de fentes.

Il semble résulter clairement des figures de Dohrn, comme de celles de Calberla, que l'organe thyroïdien se rattache au plancher du mésenteron branchial, non pas au niveau d'une paire unique de diverticules branchiaux, mais des quatre premières paires, au moins. Si, comme Dohrn l'affirme, l'épithélium des saccules de l'évent se prolonge sur la face supérieure de la cloison antérieure, de façon à se continuer avec l'épithélium thyroïdien, il semble ressortir clairement de ses propres figures que l'épithélium des 2e, 3e et 4e paires de saccules branchiaux se continue avec le même épithélium thyroïdien sur les côtés de l'orifice d'abord très étendu d'arrière en avant, qui met la gouttière thyroïdienne en communication avec le mésenteron branchial.

Il est permis de tirer des figures de Dohrn une seconde conclusion, c'est que la gouttière thyroïdienne se développe d'avant en arrière. Elle est interposée d'abord entre les fentes 1, 2 et 3 (stade représenté figure 9) et sa profondeur diminue d'avant en arrière; puis ayant gagné en longueur, elle en arrive à se trouver placée entre les fentes 1, 2, 3 et 4, au moins (fig. 10 et 11); d'abord très peu profonde en arrière, elle finit par être aussi développée en arrière qu'en avant (fig. 11). S'il en est ainsi, la remarque

que Dohrn a faite quant au développement ultérieur de l'organe s'applique aussi aux premières phases de son évolution : la glande thyroïde se développe d'avant en arrière, son extrémité antérieure étant toujours en avance sur son extrémité postérieure.

La seule conclusion que nous voulons tirer des considérations qui précèdent, c'est que les figures publiées par Dohrn n'autorisent nullement à affirmer que chez les Cyclostomes la gouttière thyroïdienne se rattache plus spécialement aux saccules de l'évent, ou même aux deux premières paires de fentes branchiales qu'aux quatre premières paires. Rien dans le développement du corps thyroïde de l'Ammocète ne tend à justifier un rapprochement quelconque entre cet organe et une paire de fentes branchiales disparues, dont il serait le dernier vestige ; bien au contraire il semble, à ne considérer que l'Ammocète seule, et abstraction faite de toute idée préconçue, que la gouttière thyroïdienne se rattache à une partie du mésenteron branchial correspondant à une série de fentes branchiales successives, 4 au moins, y compris le saccule de l'évent.

Dohrn, reprenant l'idée de W. Müller et acceptée plus ou moins explicitement par tous les morphologistes, Gegenbaur, Balfour et d'autres, admet que le corps thyroïde des Pétromyzon et des Vertébrés est homologue à la gouttière hypobranchiale des Tuniciers et de l'Amphioxus, qu'il décrit avec soin, dont il donne d'excellentes figures, mais sans rien ajouter d'important aux faits antérieurement connus.

Nous partageons cette opinion; mais il y a lieu de préciser plus exactement la portée de ce rapprochement et de dire en quel sens et dans quelles limites cette homologie peut être admise.

L'analogie si frappante qui existe entre le corps thyroïde de l'Ammocète, la gouttière hypobranchiale des Tuniciers et la bande hypobranchiale de l'Amphioxus, témoignent de l'unité originelle de ces organes. Aux ressemblances anatomiques s'ajoute même une similitude fonctionnelle bien remarquable.

Mais l'on peut concevoir de diverses manières les rapports phylogéniques qui rattachent les uns aux autres ces différents organes. Pour W. Müller suivi par Gegenbaur, la gouttière hypobranchiale des Urochordes est devenue la bande hypobranchiale de l'Amphioxus; en même temps que le nombre des fentes branchiales s'est réduit, la bande hypobranchiale s'est transformée en l'organe thyroïdien de l'Ammocète, et secondairement en le corps thyroïde des Vertébrés supérieurs. L'organe, qui atteint son maximum de développement chez les Tuniciers, s'est progressivement réduit et successivement transformé. Pour Dohrn, qui admet une filiation inverse, tous ces organes représentent un reste plus ou moins profondément modifié d'une paire de fentes branchiales. Quant à la manière dont cette ébauche rudimentaire pleine, folliculeuse, des formes ancestrales (Poissons) est devenue une gouttière glandulaire ouverte dans toute sa longueur, Dohrn l'explique de la manière suivante. Se fondant sur ce fait que les dispositions réalisées chez le Pétromyzon adulte, chez lequel l'organe glandulaire de l'Ammocète se résoud en follicules, se rapprochent beaucoup plus que l'organe larvaire du corps thyroïde des Sélaciens et des autres Vertébrés supérieurs, tandis que la première ébauche du corps thyroïde de l'Ammocète ressemble davantage à la gouttière hypobranchiale des Tuniciers et de l'Amphioxus, Dohrn admet l'interpolation du stade Ammocète dans le développement des Lamproies. Des formes Ammocètes, devenues sexuées sans plus atteindre le stade Lamproie, ont donné naissance par dégénérescence aux Céphalochordes et aux Urochordes. Nous avons quelque peine à nous figurer comment et pourquoi cette ébauche cellulaire solide dépendant de l'hypoblaste branchial a pris fantaisie de se développer sous la forme d'une gouttière chez les descendants dégénérés des poissons qui ont donné naissance aux Lamproies; pourquoi l'ébauche est entrée en activité avant de se résoudre en follicules; tout cela ne nous paraît ni bien clair ni bien conforme à ce que nous apprend la morphologie des organes glandulaires; mais passons. L'hypothèse de Dohrn étant admise, il doit y avoir homologie complète entre le corps thyroïde des Vertébrés et la gouttière hypobranchiale des Tuniciers.

Quant à nous qui pensons, au risque d'être taxés de croyants orthodoxes, que le seul fondement légitime de toutes nos conceptions, non seulement morphologiques mais aussi phylogéniques, se trouve dans la loi biogénétique, nous qui ne pouvons admettre que les méthodes morphologiques suivies jusqu'ici méritent le discrédit que Dohrn leur accorde, nous sommes d'avis, qu'avant de se prononcer sur la question de savoir si la gouttière hypobranchiale des Tuniciers est strictement homologue à celle de l'Amphioxus, il importe de consulter les données embryogéniques.

Il résulte de l'étude du développement de la Claveline, comparé à celui de l'Amphioxus, que la gouttière hypobranchiale des Tuniciers siège dans la vésicule préchordale du mésenteron et par conséquent en avant de la portion segmentée du corps. Chez la larve de l'Amphioxus nous constatons 1° que cette vésicule préchordale tend à se confondre avec le reste du mésenteron, après en avoir été primitivement séparée; 2° que les fentes branchiales apparaissent dans la région segmentée du tronc; 3° que la bande hypobranchiale, dont l'on ignore l'organogénèse, siège chez l'adulte dans toute la longueur de la chambre branchiale et intéresse par conséquent une série de métamères.

Pour ces motifs nous ne pouvons admettre que la bande hypobranchiale de l'Amphioxus est exactement homologue à la gouttière hypobranchiale des Ascidiens; mais nous pensons que les deux formations procèdent d'une ébauche commune. Le fait que chez les Tuniciers la gouttière siège dans la vésicule préchordale de l'enteron et l'analogie de structure entre l'endostyle des Urochordes et la bande hypobranchiale des Céphalochordes, nous autorise à supposer que la formation primitive, l'ébauche commune aux dépens de laquelle se sont formés l'endostyle des Tuniciers et la bande hypobranchiale de l'Amphioxus, existait chez les formes ancestrales de ces deux groupes, dans la partie tout à fait antérieure, préchordale du mésenteron, qu'elle présentait chez ces formes ancestrales, organisées à la façon des jeunes larves de l'Amphioxus, une structure glandulaire analogue à celle de la bande hypobranchiale des Céphalochordes actuels, qu'elle y remplissait une fonction glandulaire analogue. Cet organe glandulaire primordial s'est conservé dans le sac branchial de tous les Tuniciers; le pharynx ou sac branchial des Urochordes n'est que la vésicule préchordale étendue. Chez l'Amphioxus, il s'est développé d'avant en arrière, après la fusion de la vésicule préchordale avec le reste de l'enteron; le plancher de la portion respiratoire du tube digestif a subi progressivement dans toute sa longueur une différenciation glandulaire analogue à celle qui caractérisait la vésicule préchordale seule chez les formes originelles.

L'organogénèse de l'Amphioxus nous apprendra un jour si la bande hypobranchiale se développe d'avant en arrière; si elle prend naissance d'abord dans la partie tout-à-fait antérieure du mésenteron. Dans notre opinion, seule l'extrémité tout-à-fait antérieure de la bande hypobranchiale de l'Amphioxus est strictement homologue à la gouttière hypobranchiale des Tuniciers. D'autre part, il nous semble résulter de la constitution anatomique de la bande hypobranchiale de l'Amphioxus que la structure de l'organe est plus primitive chez ce dernier que chez les Urochordes. L'organe hypobranchial de l'Amphioxus consiste en effet en une simple différenciation histologique : des cellules mucipares, groupées de façon à constituer quatre bandes glandulaires, courant parallèlement les unes aux autres, ont apparu dans l'épithélium cylindrique.

La différenciation est bien plus avancée chez les Urochordes où il s'est produit en outre une gouttière longitudinale destinée à conduire le produit de sécrétion. Si donc les Tuniciers ont conservé dans leur sac branchial, homologue de la vésicule préchordale des formes ancestrales, un organe hypobranchial qui, pour être strictement homologue à celui des formes ancestrales ne s'est pas moins compliqué dans sa structure, l'Amphioxus a conservé le type anatomique primitif, quoique l'organe, en se développant d'avant en arrière dans la région segmentée du tronc, n'est plus strictement homologue de celui des ancêtres.

Nous avons montré plus haut que l'examen critique des recherches de Dohrn sur le corps thyroïde et l'organe hypobranchial conduit à cette conclusion, qu'aucun fait ne justifie l'hypothèse d'après laquelle ces organes seraient homologues d'une paire de fentes branchiales. L'on ne trouve dans l'histoire de ces organes, telle qu'elle est actuellement connue, aucune raison d'admettre les rapports de filiation supposés par l'hypothèse de Dohrn.

L'étude du développement du corps thyroïde chez les Cyclostomes conduit à cette conclusion que l'organe folliculaire de l'adulte, de tous points comparable à celui des Sélaciens et des Vertébrés supérieurs, est le résidu atrophié d'un organe actif pendant la période larvaire. Son développement et sa structure rapprochent ce dernier de l'organe hypobranchial des Urochordes et des Céphalochordes. Jusqu'au jour où Dohrn apportera d'autres preuves que celles qu'il a fournies jusqu'ici à l'appui de son hypothèse, nous considérerons le corps thyroïde comme un organe rudimentaire issu d'un organe hypobranchial. Dans notre opinion, l'organe larvaire de l'Ammocète est homologue à la bande hypobranchiale des formes ancestrales des Chordés, dans le même sens et dans les mêmes limites que la bande hypobranchiale de l'Amphioxus. Nous reconnaissons volontiers que notre manière de voir n'a, elle aussi, d'autre valeur que celle qu'il faut accorder à des hypothèses; elle diffère de celle de W. Müller en ce que pour nous les formes ancestrales, d'où sont issus les Chordés et auxquelles nous donnons le nom de Protochordes, étaient moins semblables aux Tuniciers qu'aux Céphalochordes; c'étaient des organismes segmentés, constitués à la façon des jeunes larves d'Amphioxus, présentant par conséquent des analogies avec les vers annelés et les Archiannélides en particulier.

Ces Protochordes présentaient, dans leur vésicule mésentérique préchordale, une bande hypobranchiale, glandulaire. C'est cet organe primitif siégeant dans la partie tout-à-fait antérieure du tube digestif qui, tout en se modifiant suivant des voies différentes, a donné origine à la gouttière hypobranchiale des Tuniciers, à la bande hypobranchiale de l'Amphioxus et à l'organe thyroïde des Cyclostomes et des autres Vertébrés. Telle est, dans notre opinion, l'hypothèse qui se concilie le mieux avec l'ensemble des faits anatomiques et embryologiques actuellement connus.

L'évent des Sélaciens, la gouttière pseudobranchiale des Cyclostomes et le sillon péricoronal des Tuniciers.

Dohrn a confirmé, dans ses études récentes sur le développement des Cyclostomes, la découverte, faite par Schneider, de l'existence, chez la larve Ammocète, de deux gouttières latérales ciliées, montant sur les faces latérales du mésentéron branchial, en arrière du velum, en avant des fentes branchiales de la première paire. En poursuivant ces sillons il les a vus se prolonger en arrière et en bas jusqu'à l'entrée de la glande hypobranchiale et se continuer l'une et l'autre, à la voûte de la cavité branchiale, aux côtés d'un repli médian, antéro-postérieur, de la muqueuse de cette cavité. A. Schneider qui le premier a fait connaître ces organes les décrit un peu différemment : " Auf der Bauchseite beginnt am Eingange des Magens, in der Mittellinie eine wirpernde Rinne, welche bis zum Eingange der Thyreoidea zieht, dann sich theilt und rechts und links von der mittleren Kante bis vor die erste Kiemenspalte verlaüft. Parallel dem Vorderrande derselben steigen beide Rinnen bis zur Rückenlinie, dort werden dieselben flach und ziehen nun als Wimperschnur an den beiden Seiten der ober beschriebenen dorsalen Kante in geringer Entfernung von deren freiem Rande bis zum Eingang des Magens der Kiemenhöhle. An jedem Kiemenbogen zweigt sich von den oberen Wimperschnüren je ein

Wimperschnür ab, welche auf dem vorderen Saum jedes Kiemenbogens nach unten zieht, ohne dass, wie ich ausdrücklich bemerke, eine Verbindung dieser queren Wimperschnüre mit den vertralen Wimperrinnen stattfindet. „

Dohrn décrit comme Schneider la partie de ces sillons ciliaires qui est située en avant de l'orifice thyroïdien et les bandes ciliaires qui règnent à la voûte de la cavité branchiale; mais tandis que Schneider fait aboutir les sillons latéraux que Dorhn appelle sillons pseudobranchiaux à une gouttière unique et médiane qui se prolongerait jusqu'à l'entrée de l'estomac, Dohrn fait déboucher les deux sillons latéraux dans l'orifice de la glande thyroïde et il ne dit mot de l'extension de ces organes, confondus en un sillon unique, en arrière de cet orifice. Il est singulier que Dohrn ne signale pas ces divergences entre sa description et celle de Schneider, et qu'il nous laisse dans le doute sur l'existence ou la non-existence de la partie de l'appareil située en arrière de l'orifice. Cette partie existe-t-elle ou n'existe-t-elle pas? Nous en sommes réduits, après le travail de Dohrn, à nous poser cette question sans pouvoir la résoudre. Cependant il semble résulter d'un passage de son mémoire que, lui aussi, admet une prolongation des gouttières ciliaires latérales en arrière de l'orifice.

Nous trouvons en effet à la page 55 “ Ich habe der Entwicklung dieser beiderseitigen Wimperrinnen besondere Theilnahme geschenckt, und kann mit grösster Bestimmtheit aussprechen, dass der, *vor* der Mündung gelegene Theil derselben der letzte Rest der vordersten, blinden Kiementasche ist, welche nicht zum Durchbruch gelangt. „ Le mot *vor* est imprimé en italique par l'auteur lui-même. Il semble que nous devons en conclure qu'une partie des “ Wimperrinnen „ se trouve en arrière de l'orifice. S'il en est ainsi, il est regrettable que Dohrn ne nous ait pas appris ce qu'il faut croire de l'affirmation de A. Schneider, qui fait aboutir les sillons latéraux non pas à l'orifice thyroïdien mais au sillon unique et médian situé en arrière de cet orifice.

Schneider a-t-il bien où mal observé? Il est à regretter que Dohrn ne soit pas explicite sur ce point qu'il importerait d'élucider.

Si Schneider a bien observé, il est évident que les rapports anatomiques entre ce système de gouttières ciliaires et l'organe thyroïdien de l'Ammocète sont assez différents de ceux qu'affecte la gouttière péricoronale des Ascidiens avec l'endostyle.

Dohrn a constaté la présence, dans les jeunes larves de Pétromyzon, d'une paire de diverticules branchiaux en avant de ceux qui donnent naissance à la première paire des fentes branchiales de l'adulte. Ces diverticules (première paire) ne s'ouvrent jamais à l'extérieur. Huxley avait déjà vu qu'il existe en arrière du velum, de chaque côté du corps une dépression, et même il avait réussi quelquefois, en introduisant une soie dans une de ces dépressions, à la faire passer à l'extérieur. Il en avait conclu à l'existence, chez l'Ammocète, d'une paire d'organes rudimentaires homologues de l'évent des poissons Sélaciens.

Dohrn nie l'existence de ces orifices; mais tandis que Scott qui décrit lui aussi huit paires d'ébauches branchiales, soutient la disparition complète de la première paire de diverticules, qu'il considère comme homologues des évents des Sélaciens, Dohrn assure que ces diverticules donnent naissance aux sillons ciliés latéraux de l'Ammocète, qui siègent *en avant* de l'orifice thyroïdien et aboutissent à cet orifice : " Auf Sagittal, Frontal und Querschnitten lässt sich die Umwandlung dieser vordersten, der Spritzlochspalte der Selachier gleich zu setzenden Kiementasche in die hier beschriebene Wimperrinne mit vollkommener Sicherheit beobachten. „

Il y a lieu de faire remarquer qu'aucune figure démontrant cette transformation n'a été produite, qu'aucune des coupes, sur lesquelles l'auteur a fondé son opinion, n'est décrite et que l'on en est réduit, par conséquent à croire l'auteur sur parole relativement au rapprochement qu'il établit entre ces sillons latéraux de l'Ammocète et les ébauches pseudobranchiales de la jeune larve.

Quand donc Dohrn affirme d'une part l'homologie entre les gouttières ciliées latérales des Cyclostomes et l'évent des Sélaciens, d'autre part l'homologie entre ces formations qu'il appelle gouttières pseudo-branchiales et la gouttière péricoronale des Tuniciers, il est possible qu'il ait raison, mais il nous sera permis de dire que la preuve fait défaut.

Si les observations de Schneider sont exactes, il nous paraît évident que le système des sillons et des bandes ciliaires de l'Ammocête n'est nullement comparable au sillon péricoronal des Tuniciers. D'une part il s'agit d'une formation mi-médiane, mi-latérale, mi-ventrale, mi-dorsale, intéressant toute l'étendue du mésenteron branchial, et n'affectant que des rapports éloignés avec l'orifice du corps thyroïde; d'autre part, d'un organe exclusivement latéral, s'ouvrant dans la gouttière hypobranchiale, et siégeant exclusivement à la limite antérieure de la cavité respiratoire. Le repli médio-dorsal de la muqueuse branchiale, sur les faces latérales duquel s'étendent des bandes ciliaires, se continuant en avant avec les sillons pseudo-branchiaux chez l'Ammocète, ne peut être comparé, à notre avis, aux dépendances médio-dorsales de la muqueuse branchiale des Tuniciers. Chez les formes les plus primitives des Ascidiens, chez Clavelina, Ciona, Rhopalœa, Ecteinascidia, Corella et d'autres, au lieu d'un repli continu de la muqueuse, tel qu'on le trouve chez les Ascidies simples les plus spécialisées, on ne trouve qu'une série de languettes, indépendantes les unes des autres; cette formation n'est en rien comparable au repli médian, que Schneider a le premier décrit chez l'Ammocète. Il est facile de démontrer que le repli médio-dorsal du sac branchial des Ascidies les plus spécialisées est une formation secondaire procédant de ces languettes primitivement indépendantes les unes des autres.

Nous doutons fortement, quant à nous, de l'homologie supposée entre les diverticules branchiaux de la première paire chez l'Ammocète, les évents des Sélaciens et les pseudobranchies des Ganoïdes et des Téléostéens. Il est possible cependant que l'avenir démontrera tout le bien fondé de cette opinion. Loin de nous aussi l'intention de révoquer en doute l'affirmation de Dohrn, quant à l'existence de sillons dits pseudo-branchiaux chez l'Ammocète. Nous nous bornons à dire : Dohrn n'a pas plus démontré que le sillon péricoronal des Tuniciers et des Lamproies est homologue des évents et de la pseudo-branchie des poissons, qu'il n'a établi que les organes thyroïdes et hypobranchiaux dérivent d'une paire de fentes branchiales, dont l'existence elle-même n'est que supposée.

Et comme toute la prétendue démonstration de l'hypothèse, en vertu de laquelle les Tuniciers seraient des poissons dégénérés, repose exclusivement jusqu'ici sur ces deux données, nous concluons en disant qu'à notre avis, aujourd'hui comme avant la publication de la VIII^e étude, l'opinion de Dohrn doit être considérée comme une hypothèse purement gratuite.

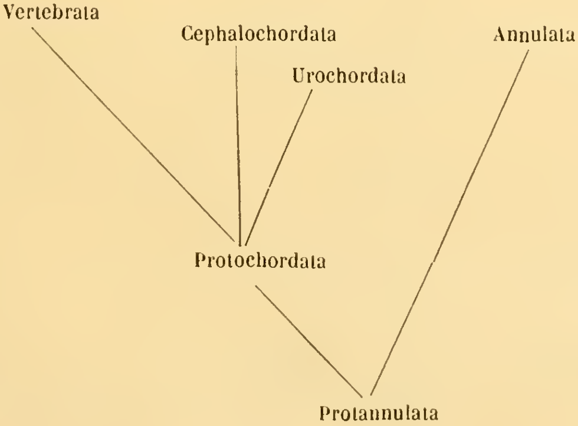
De la place qui revient aux Tuniciers dans la classification du règne animal.

Au point de vue systématique trois conclusions nous paraissent ressortir avec évidence de l'ensemble des données anatomiques et embryologiques que l'on possède actuellement :

1° Les Tuniciers, les Céphalochordes et les Vertébrés présentent un ensemble de caractères communs, qui justifient pleinement leur réunion dans un embranchement unique, auquel le nom de Chordés (*Chordata*) peut-être utilement appliqué.

2° Les Tuniciers sont issus, comme les Céphalochordes et les Vertébrés, d'animaux enterocéliens segmentés, présentant une organisation comparable à celle des Vers annelés les plus primitifs, tels que les Archiannélides. Il est probable que des organismes assez semblables aux Protodriles actuels, mais pourvus d'une corde dorsale et présentant dans la partie antérieure de leur tube digestif des diverticules latéraux pairs servant à la respiration, diverticules dont on peut se faire une idée si l'on se rappelle les formations semblables, que Eisig a signalées chez de vrais Annélides, ont été la souche commune de tous les Chordés. Chez ces organismes hypothétiques, auxquels nous donnons le nom de Protochordes (*Protochordata*) la partie postérieure du tronc s'est adaptée plus spécialement à la fonction de locomotion : en même temps la partie caudale du tube digestif ancestral a subi une atrophie progressive et les fonctions végétatives se sont localisées dans la partie antérieure du tronc. Cette transformation d'une partie du corps segmenté des ancêtres vermiformes a atteint tout le tronc sauf l'extrémité céphalique et le premier segment du corps chez les formes, dont sont issus les Urochordes. Elle n'a intéressé qu'une portion beaucoup moins considérable du tronc chez les Céphalochordes et les Vertébrés.

3° Les affinités entre les Urochordes et les Céphalochordes sont manifestement plus étroites qu'entre l'un ou l'autre de ces groupes et les Vertébrés. Nous pouvons formuler graphiquement ces conclusions sous la forme ci-dessous.



EXPLICATION DES PLANCHES.

ABRÉVIATIONS.

C. = cavité de l'ovaire.
C. br. ou *C. B.* = cavité branchiale.
C. card. = cavité cardiaque.
C. conj. = cellule conjonctive.
Cd. = canal déférent.
C. ep. = cul-de-sac épicardique.
Ch. = chorde dorsale.
Cl. st. = cloison stoloniale.
C. perb. = cavité péribranchiale.
C. pér. = cavité péricardique.
E. G. = ébauche génitale.
E. Int. = ébauche de l'intestin.
e. o. = enveloppe ovulaire.
Ep. = épiderme.
Epb. = épithélium péribranchial.
Epc. = épicarde.
Ep. perb., ou *Ep. per.* = épiblaste péribranchial.
E. ou *Est.* = estomac.
*f*I, *f*II, *f*III, *f*IV, *f*V. = follicules ovariens.
f^{m}. = follicule mûr.
G. H. = gouttière hypobranchiale.
G. I. ou *Gl. Int.* = glande intestinale.
Hyp. = organe hypophysaire ou hypoganglionnaire.
Hyp. per. = hypoblaste péribranchial.
I. ou *Int.* = intestin.
M. = plaque musculaire latérale.
Mesch. = mésenchyme.

Mesd. = mésoderme.
O. = ovaire.
Œs. ou *Œ.* = œsophage.
Or. epc. = orifice épicardique.
OT. = ovotestis.
Ov. = oviducte.
pc. = procarde.
pc. dr. = organe procardique droit.
p. car. = paroi du cœur.
p′. = pédicule d'un follicule ovarien.
S. ép. = sac épicardique.
S. N. = système nerveux central.
S. pe. = sac péricardique.
T. = testicule.
T. ep. = tube épicardique.

PLANCHE VII. — **Clavelina Rissoana.**

Les figures 1*a*, 1*b*, 1*c*, 1*d* et 1*e* représentent une série d'images fournies par une même Gastrula un peu plus avancée dans son développement que celle représentée par nous, dans ces mêmes Archives, t. V, planche VIII, figure 11, 11*a*, 11*b*, 11*c* et 11*d*. Ch. cl. obj. 5. Hartn.

Fig. 1*a*. L'embryon vu de dos; ectoderme de la face dorsale de la larve; blastopore encore largement ouvert et entouré de la plaque médullaire.

Fig. 1*b*. Coupe optique horizontale plus profonde, montrant l'ébauche commune de la chorde dorsale et du mésoblaste.

Fig. 1*c*. Coupe optique sagittale et à peu près médiane.

Fig. 1*d*. Coupe optique transversale en avant du blastopore.

Fig. 1*e*. Coupe optique transversale au niveau du blastopore.

Les numéros des figures 1*a*, 1*b* et 1*c*, se rapportent aux mêmes cellules dans les trois images.

Les figures 2*a*, 2*b* et 2*c* représentent une seule et même larve examinée dans différentes positions, et un peu plus avancée dans son développement que la précédente. Blastopore presque nul. Même grossissement.

Fig. 2*a*. La larve vue de dos à la surface.

Fig. 2*b*. Coupe optique horizontale sur un plan plus profond, de façon à montrer la plaque notochordale et l'ébauche du mésoblaste.

Fig. 2*c*. Coupe optique sagittale et à peu près médiane.

Fig. 2*d* représente une coupe réelle d'une autre larve du même âge. Cette coupe parfaitement transversale passe en avant du blastopore. Ch. cl. obj. B. Zeiss.

Fig. 3*a*. Coupe optique sagittale et médiane d'une larve, dont la gouttière médullaire est déjà fermée en arrière et transformée en un canal. Ch. cl. obj. 5. Hartn.

Fig. 3*h*. Une autre larve du même âge, vue par transparence du côté du dos. A la surface nous avons indiqué par une ligne foncée les limites du système nerveux central (canal et gouttière médullaires). Plus profondément on voit en coupe optique horizontale la notochorde et l'ébauche du mésoblaste. Enfin plus profondément encore, un trait plus mince indique la limite interne de la cavité digestive. Même grossissement.

PLANCHE VIII. — **Clavelina Rissoana.**

Les figures 3*b*, 3*c*, 3*d*, 3*e*, 3*f* et 3*g* représentent des coupes réelles transversales et un peu obliques pratiquées à travers une seule et même larve du même âge que celle représentée planche VII, figure 3*h* et figure 3*a*. Cette larve a été débitée en 23 coupes : 3*b* est la 8^e de la série, 3*c* la 11^e, 3*d* la 13^e, 3*e* la 15^e, 3*f* la 16^e et 3*g* la 18^e. Ch. cl. obj. 5. Hartn.

Les figures 4*a* et 4*b* représentent une même larve, un peu plus avancée dans son développement. Ch. cl. obj. 5. Hartn.

Fig. 4*a*. Larve vue de profil. Le dessin représente la coupe sagittale optique de la larve; le mésoblaste est projeté sur cette coupe.

Fig. 4*b*. La même, vue de dos. Le contour du système nerveux est indiqué. Il se projette en avant sur le tube digestif, en arrière sur la notochorde, dont les cellules sont dessinées. Sur les côtés se voit le mésoderme, formé en avant de petites cellules polyédriques, en arrière de grandes cellules.

Les figures 4*c*, 4*d*, 4*e*, 4*f* et 4*g* représentent des coupes réelles transversales d'une larve du même âge. Ces coupes sont légèrement obliques. 4*c* représente la 13e coupe, 4*d* la 14e, 4*e* la 15e, 4*f* la 16e et 4*g* la 18e de la série. Ch. cl. obj. 5. Hartn.

Fig. 4*e*. *Hyp* = cellules hypoblastiques.

La figure 5*a* représente une larve un peu plus avancée que la précédente et vue de profil en coupe optique sagittale; le mésoblaste est projeté comme dans la fig. 4*a*. Ch. cl. obj. 5 Hartn.

Fig. 5*b*. La même larve vue de dos. La partie terminale de la queue, recourbée en bas n'a pu être représentée. Même grossissement.

Les figures 5*c*, 5*d*, 5*e*, 5*f* et 5*g* représentent des coupes transversales successives d'une larve un peu plus âgée que celle figurée en 5*a* et 5*b*. La figure 5*c* représente la 3e coupe, 5*d* la 8e, 5*e* la 11e, 5*f* la 12e et 5*g* la 15e de la série. Dans la figure 5*e*, la queue de la larve est coupée transversalement tout près de son extrémité. Ch. cl. Même grossissement.

PLANCHE IX. — **Clavelina Rissoana.**

Fig. 1. Coupe optique transversale, pratiquée au niveau des ébauches cloacales chez une larve très jeune, chez laquelle les organes de sens pigmentés n'ont pas encore apparu dans la vésicule cérébrale.

Les figures 2*a*, 2*b*, 2*c* et 2*d*, représentent une série de coupes transversales réelles d'une larve un peu plus âgée que la précédente. Chez cette larve les vésicules dites cloacales sont constituées, mais ne communiquent pas encore avec la cavité branchiale : la fente branchiale n'est pas encore ouverte. Les deux organes de sens pigmentés ont déjà apparu dans la vésicule cérébrale. Le diverticule hypophysaire a déjà pris naissance, fig. 2*a* *Hyp.* Ces figures montrent la double ébauche du cœur (cylindres procardiques).

Les figures 3*a*, 3*b*, 3*c*, 3*d* et 3*e* représentent des coupes transversales réelles pratiquées à travers une même larve, plus avancée dans son développement : les vésicules dites cloacales communiquent déjà par deux orifices distincts avec la cavité branchiale. Ch. cl. obj. 5. Hartn.

Les figures 4*a*, 4*b*, 4*c*, 4*d* et 4*e* représentent cinq coupes transversales d'une larve pourvue de quatre orifices stigmatiques. Même grossissement.

PLANCHE X.

Les figures 1*a*, 1*b*, 1*c*, 1*d*, 1*e*, 1*f* et 1*g* représentent des coupes transversales pratiquées à travers une larve de *Clavelina Rissoana*, en voie de transformation.

La figure 1*a* est la 1^re^, 1*b* la 3^e^, 1*c* la 4^e^, 1*d* la 6^e^, 1*e* la 9^e^, 1*f* la 27^e^ et 1*g* la 32^e^ de la série figurée.

Fig. 2. *Clavelina Rissoana.* Portion de la paroi du cœur, (feuillet viscéral du péricarde) étalée et examinée par transparence. Ch. cl. 1/10 Imm. homogène Hartnack. La striation transversale n'est figurée que sur un seul élément.

Fig. 3*a*. *Clavelina Rissoana.* Idem. Même gross^t. La striation transversale est peu marquée; la striation longitudinale est au contraire plus nettement accusée.

Fig. 3*b*. *Clavelina Rissoana.* Coupe transversale de la paroi du cœur. Ch. cl. obj. 8 de Hartn.

Fig. 4*A*. *Corella parallelogramma.* Portion de la paroi du cœur étalée et examinée par transparence. Ch. cl. 1/10 Imm. hom. de Hartn.

Fig. 4*B*. *Corella parallelogramma.* La même, en coupe transversale.

Fig. 5*a*. *Salpa pinnata.* Portion de la paroi du cœur vue par transparence. Ch. cl. obj. 8 de Hartn.

Fig. 5*b*. *Salpa pinnata.* Coupe longitudinale de la même. Même grossissement.

Fig. 6*a*. *Salpa pinnata.* Portion du péricarde examinée par transparence. Même gross^t.

Fig. 6*b*. *Salpa pinnata.* Le même en coupe optique. Même gross^t.

PLANCHE XI. — **Clavelina Rissoana.**

Les figures 1 à 12 représentent des coupes transversales pratiquées à travers un jeune bourgeon. La fig. 1 est la 9e de la série, la fig. 2 la 12e, la fig. 3 la 14e, la fig. 4 la 15e, la fig. 5 la 22e, la fig. 6 la 24e, la fig. 7 la 26e, la fig. 8 la 31e, la fig. 9 la 34e, la fig. 10 la 36e, la fig. 11 la 39e et la fig. 12 la 43e.

PLANCHE XII. — **Perophora Listeri.**

Les figures 1 à 8 représentent différents stades successifs du développement des organes génitaux chez le bourgeon de *Perophora Listeri*, l'animal étant examiné par transparence.

PLANCHE XIII. — **Phallusia scabroïdes.**

Les figures 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10 et 11 représentent différents stades du développement des organes génitaux chez la *Phallusia scabroïdes*. La figure 9 montre l'ébauche mésodermique commune de ces organes et le cordon génital; elle laisse voir en outre l'ébauche de la glande intestinale et plusieurs vésicules rénales en voie de développement. L'animal est examiné par transparence.

La fig. 8 représente une vésicule rénale d'un individu plus développé.

PLANCHE XIV. — **Phallusia scabroïdes.**

Fig. 1. Vue d'ensemble d'un jeune individu montrant dans l'anse intestinale l'ébauche des glandes génitales et le cordon génital jusqu'au cloaque.

Fig. 2. Coupe transversale réelle pratiquée à travers un individu jeune et montrant la position de l'ébauche génitale par rapport aux autres organes et à l'épiderme.

Fig. 3, 4, 5, 6 et 7. Stades ultérieurs du développement des organes génitaux, examinés par transparence, l'animal étant placé dans la position représentée fig. 1. Mode de formation des lobules testiculaires et ovariens.

PLANCHE XV. — **Clavelina Rissoana.**

Les figures 1 à 7 représentent une série de coupes transversales pratiquées à travers un bourgeon un peu plus âgé que celui représenté planche XI. La fig. 1 étant la 1re de la série figurée, la fig. 2 est la 5e, la fig. 3 la 7e, la fig. 4 la 11e, la fig. 5 la 13e, la fig. 6 la 17e et la fig. 7 la 20e. Ch. cl. obj. B. de Zeiss.

Fig. 8, 9 et 10. Fragments de coupes transversales à travers le même bourgeon, et montrant l'ébauche sexuelle dans ses rapports avec le système nerveux central. La fig. 8 représente l'ébauche sexuelle près de son extrémité antérieure; la fig. 9 vers son milieu et la fig. 10 montre le fond de la vésicule. Ch. cl. obj. D. de Zeiss.

Fig. 11, 12 et 13. Coupes transversales de l'ébauche sexuelle d'un bourgeon un peu plus avancé, dans ses rapports avec le système nerveux central. Ch. cl. de Zeiss.

Fig. 14. Coupe transversale de l'organe génital femelle d'un individu adulte, montrant des œufs à tous les états de développement. Ch. cl. obj. D. de Zeiss.

Fig. 14*bis*. Portion plus fortement grossie d'une coupe semblable.

Fig. 15, *a*, *b*, *c*, *d*, coupes transversales de faisceaux musculaires; la fig. *d* est la coupe d'un faisceau provenant d'un bourgeon plus âgé que ceux qui ont fourni les coupes *a*, *b*, *c*. Ch. cl. 1/12. Imm. de Zeiss.

Fig. 16. Idem. Même grossissement.

Fig. 17. Coupe transversale pratiquée à travers l'une des saillies en forme de bouton, auxquelles aboutissent les muscles longitudinaux. On voit en *m*, les coupes transversales de quelques faisceaux musculaires longitudinaux, sectionnés tout près de leur extrémité postérieure.

m', l'un de ces faisceaux coupé en un point de son étendue plus éloigné de son extrémité postérieure. Même grossissement.

PLANCHE XVI — **Clavelina Rissoana. Perophora Listeri.**

Les figures 1*a*, 1*b*, 1*c* et 1*d* représentent quatre des coupes transversales pratiquées à travers une larve jeune de Claveline. Cette larve ne présentait pas encore dans sa vésicule cérébrale de trace de pigment sensoriel. Ces coupes montrent les rapports qu'affectent entre elles les différentes parties du tube digestif. Ch. cl. 4 Hartn. tube tiré; grossissement 196.

Fig. 1*a* coupe au niveau des ébauches cloacales et intéressant l'estomac et le cœcum intestinal.

Fig. 1*b* coupe plus postérieure intéressant l'estomac.

Fig. 1*c* coupe plus postérieure intéressant le fond du cul du tube digestif.

Fig. 1*d* coupe plus postérieure encore montrant le fond du cul-de-sac du tube digestif et le cordon subchordal.

Les figures 2*a*, 2*b*, 2*c*, 2*d* et 2*e*, font partie d'une série de coupes transversales pratiquées à travers une larve plus âgée de Claveline. La fig. 2*a* représente la 22ᵉ coupe de cette larve, la fig. 2*b* la 27ᵉ, la fig 2*c* la 30ᵉ, la fig. 2*d* la 33ᵉ et la fig. 2*e* la 36ᵉ. Cette série de coupes montre les rapports qu'affecte le cœcum intestinal avec l'estomac. Même grossissement.

Les figures 3*a*, 3*b*, 3*c*, 3*d* et 3*e* représentent quelques coupes transversales d'un jeune bourgeon de Claveline. Ch. cl. obj. B. de Zeiss. Ces coupes montrent les rapports qu'affectent entre eux, à ce stade, le sac péricardique et le tube épicardique.

Fig. 4. Vue d'ensemble du tube digestif, des glandes génitales et de la glande intestinale chez un bourgeon de Pérophore adulte. Grossissement 80.

Fig. 5*a* et 5*b*. Coupes transversales pratiquées au niveau de l'ébauche des organes sexuels chez un bourgeon de Pérophore. Ch. cl. D. Zeiss.

Fig. 6*a* et 6*b*. Coupes transversales pratiquées à travers l'ébauche génitale d'un bourgeon de Pérophore un peu plus avancé dans son développement. Ch. cl. F. Zeiss.

Fig. 7. L'oviducte et le canal déférent de *Perophora Listeri*, examinés par transparence sur le vivant. Ch. cl. 1/18 Imm. de Zeiss. L'on voit sur une partie de l'étendue de l'oviducte des fibrilles transversales, qui siègent dans la partie profonde de l'épithélium plat. L'épithélium cubique du canal déférent est cilié et l'on remarque dans la lumière de ce canal quelques corpuscules réfringents. Enfin à la surface l'on distinguait une cellule conjonctive ramifiée, que nous avons figurée.

Le présent mémoire était terminé et en partie déjà composé quand ont paru les IX^e^ et X^e^ études de Dohrn. " *Zur Urgeschichte des Wirberthierkörpers* „ intitulées respectivement : " *Die Bedeutung der unpaaren Flosse für die Beurtheilung der genealogischen Stellung der Tunicaten und des Amphioxus, und die Reste der Beckenflosse bei Petromyzon* „ et " *Zur Phylogenese des Wirbelthierauges.* „

Dans sa IX^e^ étude Dohrn complète les données qu'il a fournies antérieurement en ce qui concerne la portion respiratoire du tube digestif de l'Ammocète. Quelqu'intéressantes que soient les observations complémentaires que relate cette étude et à supposer même que l'on soit justifié à admettre les rapprochements que Dohrn établit entre les bandes ciliées de l'Ammocète et les formations analogues dont il affirme l'existence chez les Ascidiens, il faut bien reconnaitre que la IX^e^ étude n'apporte aucun argument nouveau, ni en faveur de l'hypothèse d'après laquelle les gouttières, dites pseudobranchiales des Ammocètes seraient homologues des évents des Sélaciens, ni à l'appui de l'idée émise par Dohrn, quant à l'origine de la gouttière hypobranchiale des Tuniciers.

Nous ne trouvons dans les dernières publications de Dohrn ni observation, ni considération qui nous engage à modifier en quoi que ce soit les opinions que nous avons développées dans le présent mémoire. Si réellement les gouttières et les bandes ciliées de la cavité branchiale de l'Ammocète ont la signification que Dohrn leur attribue la parenté entre les Cyclostomes et les Tuniciers sera une fois de plus démontrée. Mais en quoi en résulterait-il que les Tuniciers dérivent des poissons?

Il en serait tout autrement si de nouveaux arguments étaient produits pour établir que le corps thyroïde est le reste d'une paire de fentes branchiales ou que les gouttières dites pseudobranchiales des Cyclostomes sont homologues aux évents des Sélaciens. Dans sa VIII^e étude Dohrn a montré que les gouttières dites pseudobranchiales de l'Ammocète débouchent dans l'entrée du corps thyroïde. Mais il ne dit rien de la gouttière ciliée médio-ventrale, qui continue en arrière l'orifice thyroïdien, gouttière dont A. Schneider a le premier signalé l'existence. Nous avons mentionné plus haut cette omission. Dans sa IX^e étude Dohrn comble cette lacune et la description qu'il fournit est absolument conforme à celle qu'avait donnée A. Schneider.

Seule la manière de voir de Dohrn relativement à l'origine des gouttières dites pseudobranchiales et du corps thyroïde, diffère de l'opinion soutenue par ses prédécesseurs. Nous avons fait plus haut toutes nos réserves relativement aux conclusions que Dohrn a cru pouvoir tirer de ses recherches sur le développement de ces organes. Nous avons dit, qu'il ne nous parait nullement démontré, si l'on s'en rapporte aux figures et à la description de Dohrn : 1° que les gouttières pseudobranchiales dérivent en réalité des deux petits culs de sacs endodermiques, qui apparaissent, l'un à droite et l'autre à gauche de la ligne médiane, immédiatement en avant des diverticules endodermiques qui interviennent dans la formation de la 1re fente branchiale définitive de l'Ammocète; ces culs de sacs Scott les avait déjà considérés comme homologues aux évents des Sélaciens; 2° que la gouttière thyroïdienne primitive est le reste d'une paire de fentes branchiales ayant existé entre l'arc hyomandibulaire et l'arc hyoidien. Nous ne croyons pas avoir à revenir sur les critiques que nous avons formulées plus haut à cet égard.

Depuis l'époque où le texte de notre mémoire a été envoyé à l'impression, nous avons fait une série de recherches sur le corps thyroïde, les gouttières dites pseudobranchiales et la gouttière médio-ventrale postérieure du sac branchial de l'Ammocète. Nos observations confirment entièrement la description qu'en ont donnée A. Schneider et Dohrn, et les images que nous avons obtenues sont identiques à celles qu'ont figurées ces deux auteurs. (Pl. V et VI du mémoire de Schneider et pl. VI de la VIII^{e} étude de Dohrn.)

Plus récemment, l'un de nous, Ch. Julin a entrepris des recherches comparatives sur l'innervation de l'appareil branchial des Sélaciens et des Cyclostomes, afin de vérifier si le mode d'innervation des différentes fentes branchiales est conforme à ce qu'il devrait être, si l'hypothèse émise par Dohrn relativement à la valeur morphologique des gouttières dites pseudobranchiales et du corps thyroïde était exacte.

Ces recherches feront l'objet d'un mémoire qui paraîtra incessamment; voici les conclusions qui ressortent de ces recherches.

1° Le nerf facial se comporte chez l'Ammocète, vis-à-vis de *la première fente branchiale définitive*, absolument comme le facial des Sélaciens vis-à-vis de l'évent (*Scyllium catulus* et *Spinax acanthias*). De même que chez les Sélaciens le nerf facial, comme l'ont décrit Gegenbaur (*Hexanchus*) et Balfour (*Pristiurus*), se divise en deux branches dont l'une, la plus volumineuse passe en arrière de l'évent, l'autre, beaucoup moins considérable, en avant de cette fente, de même chez l'Ammocète le nerf facial fournit à la première fente branchiale deux branches : la postérieure plus importante se distribue en arrière de la fente, l'antérieure plus petite fournit en avant de cet organe. Il en résulte avec évidence que la première fente branchiale des Cyclostomes est homologue de l'évent des Sélaciens.

2° Chez l'Ammocète, le nerf glossopharyngien se comporte vis-à-vis de *la seconde fente branchiale définitive* de la même manière que le glossopharyngien des Sélaciens vis-à-vis de la première fente branchiale proprement dite de ces animaux.

3° Les nerfs branchiaux proprement dits se comportent chez l'Ammocète absolument de la même manière que chez les Sélaciens, conformément à la description qu'en a faite Gegenbaur chez *Hexanchus.*

4° Enfin, le corps thyroïde, chez un embryon de *Spinax acanthias,* au moment de la naissance, reçoit plusieurs paires de nerfs disposés métamériquement. *La première paire de ces nerfs thyroïdiens est fournie par les deux nerfs glossopharyngiens; la seconde paire, par les deux premiers nerfs branchiaux proprement dits.* Nous ne pouvons encore affirmer d'une façon positive quel est le nombre de paires de nerfs thyroïdiens que reçoit le corps thyroïde; mais il y en a, à coup sûr, *plus de deux, trois au moins.*

On le voit, ce mode d'innervation du corps thyroïde du *Spinax acanthias* est en désaccord complet avec la manière de voir soutenue par Dohrn relativement à la signification morphologique du corps thyroïde. Si l'on tient compte de l'innervation, il est clair, que le corps thyroïde ne représente nullement une paire de fentes branchiales transformées, mais qu'il dépend, comme le montre le développement chez l'Ammocète, de plusieurs segments du corps. Si l'hypothèse de Dohrn était exacte, le corps thyroïde devrait être innervé par une paire unique de nerfs, qui prendraient naissance et chemineraient entre le facial et le glossopharyngien.

Concluons.

L'étude de l'innervation de l'appareil branchial et du corps thyroïde de l'Ammocète, des Cyclostomes et des Sélaciens, démontre à l'évidence 1° que la première fente branchiale définitive de l'Ammocète est homologue à l'évent des Sélaciens et que, par conséquent, il ne peut être question, ainsi que le soutient Dohrn, d'une homologie quelconque entre l'évent des Sélaciens et la gouttière dite pseudobranchiale de l'Ammocète; 2° que le corps thyroïde des Sélaciens ne peut être considéré comme une paire de fentes branchiales transformées.

LITTÉRATURE.

(1) **Pander**. *Hist. metamorphoseos, quam ovum incubatum prioribus quinque diebus subit.* (Wirceburgi, 1817.) — *Beitr. z. Entwicklungsgesch. des Hühnchens im Eie.* (Würzburg, 1817.)

(2 K. E. **von Baer**. *Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion.* 1828-1837.

(3) A. **Agassiz**. *Embryology of the Starfish. Contrib. to the natural History of the United States.* Bd. V.

(4) R. **Leuckart**. *Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere.* (Ein Beitrag zur Charakteristik und Classification der thierischen Formen. Braunschweig, 1848

(5) **Metschnikow**. *Studien über die Entw. der Medusen und Siphonophoren.* (Z. f. w. Z. Bd. XXIV, p. 15-83. 1874.)

(6) **Metschnikow**. *Studien über die Entw. der Echinodermen und Nemertinen.* (Mém. Acad. St-Pétersb. VIIe Sér. T. XIV. 1869. no 8.

(7) **Kowalewsky**. *Entw. der Sagitta.* (Mém. Acad. St-Pétersb. VIIe Sér. T. XVI, No 12, 1871.)

(8) **Kowalewsky**. *Entw. der Brachiopoden. Nachr. der Kais. Gesells. der Freunde der Natur. der Anthrop. u. Ethn.* (Bd. XIV. Moscou, 1875, Russie).

(9) **Bütschli**. *Zur Entw. der Sagitta.* (Z. f. w. Z. Bd. XXIII, p. 409-413, 1873)

(10) **Huxley**. *On the classification of the animal Kingdom.* (Quart. J. of microsc. Sc. vol. XV, p. 52-56, 1875.)

(11) E. **Ray Lankester**. *On the invaginate planula or diploblastic phase of Paludina vivipara.*

(12) F. E. **Schulze**. *Ueber der Bau von Syncoryne Sarsii, Lovèn, und der zugehörigene Meduse Sarsia tubulosa, Lesson.* (Leipzig, 1873.)

(13) F. M. **Balfour**. *Early Stages in the development of Vertebrates.* (Quart. J. of micr. Sc. vol. XV, p. 207-226, 1875.)

(14) **Idem**. *A monograph of the development of Elasmobranch Fishes.* (London, 1878.)

(15) A. **Kowalewsky**. *Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus.* (Arch. f. micr. Anat. Bd. XIII, 1877.)

(16) B. **Hatschek**. *Untersuchungen über die Entwick. des Amphioxus.*

(17) **Huxley**. *The anatomy of invertebrated animals*, 1877.

(18) E. **Ray Lankester**. *Notes on the Embryology and Classification of the animal Kingdom.* (Quart. J. of micr. Sc. Vol. XVII, r. 399-454, 1877.)

(19) F. M. **Balfour**. *On the structure and homologies of the germinal layers of the embryo.* (Quarterly journ. of micr. Sc. 1880.)

(20) O. **Hertwig** et R. **Hertwig**. *Die Cœlomtheorie.* (Jena, 1881.)

(21) **Claus**. *Die Typenlehre und Haeckel's sogenannte Gastræatheorie.* (Wien, 1874.)

(22) A. KOWALEWSKY. *Sur le Bourgeonnement du Perophora Listeri Wiegm.* (Traduit du russe par Giard.)

(23) A. DOHRN. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitth. aus der Zool. Stat. zu Neapel.*

(24) A. KOWALEWSKY. *Weitere Studien über die Entw. der einfachen Ascidien.* (Arch. f. micr. Anat. VII^e vol. 1871.)

(25) KUPFFER. *Stammverwandschaft zwischen d. Asc. und Wirbelth.* (Arch. f. micr. Anat. vol. V, 1869).

IDEM. *Die Stammverw. zwischen Ascid. und Wirbelth.* (Arch. f. micr. Anat. vol. VI, 1870.)

IDEM. *Zur Entwick. der einfachen Ascid.* (Arch. f. micr. Anat. Bd. VIII, 1872.)

(26) EDOUARD VAN BENEDEN. *Existe-t-il un Cœlome chez les Ascidies?* (Zool. Anz. nº 88.)

(27) EDOUARD VAN BENEDEN et CH. JULIN. *La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve.* (Archives de Biologie, vol. V.)

(28) IDEM. *Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves Urodèles.* (Archives de Biologie, vol. V.)

(29) IDEM. *Le développement postembryonnaire d'une Phallusie (Phallusia scabroïdes n. s.)* (Archives de Biologie, vol. V.)

(30) O. SEELIGER. *Die Entwick. der socialen Ascidien.* (Jen. Zeits. Bd. XVIII.)

(31) P. LANGERHANS. *Zur Anatomie der Appendicularien.* (Monatsb. der Berliner Akad. 1877.)

(32) E. RAY LANKESTER. *The Vertebration of the tail of Appendicülariæ.* (Quart. J. of micr. Sc. II^e Sér. vol. XXII, 1882).

(33) KUPFFER. *Zur Entwick. der einfachen Ascidien.* (Arch. f. micr. Anat. Bd. VIII, 1872.)

(34, E. METSCHNIKOW. *Embryonal Entwickel. der einfachen Ascidien.* Bull. Acad. imp. St-Pétersb. T. XIII, 1869.)

(35) L. ROULE. *Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence.* (Annales du Musée d'hist. nat. de Marseille. T. II, 1884).

(36) O. SEELIGER. *Eibildung und Knospung von Clavelina lepadiformis aus dem LXXXV.* Bd. der Sitz. der K. K. Akad. der Wiss. 1882.

(37) DELLA VALLE. *Nuove contribuzioni alla storia natur. della Ascidie composte del Golfo di Napoli.* (Reale Accad. dei Lincei, 1880-1881.)

(38) GIARD. *Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies*, 1872.

(39) H. FOL. *Sur la formation des œufs chez les Ascidies.* (Journal de micrographie, Nov. 1877.)

IDEM. *Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies et chez d'autres animaux.* (Comptes-Rendus, Mai 1883).

IDEM. *Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers.* (Recueil Zool. Suisse. T. I, nº 1, 1883.)

(40) SABATIER. *Recherches sur l'œuf des Ascidiens.* (Revue des Sc. nat. de Montpellier. 3^me Sér. T. II, nº 3, 1883.)

IDEM. *Sur les cellules du follicule de l'œuf et sur la nature de la sexualité.* (Comptes-Rendus, Juin 1883.)

Sabatier. *Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers.* (Rec. Zool. Suisse. T. I.)

(41) **Roule.** *La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadés.* (Comptes-Rendus, Avril 1883.)

Idem. *Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence.* (Ann. du Musée d'hist. nat. de Marseille. T. II, 1884)

(42) **Fol.** *Sur la formation des œufs chez les Ascidies.* (Journal de micrographie. Nov. 1877.)

(43) **Semper.** *Ueber die Entstehung d. cellulose Epidermis der Ascidien.* (Verh. d. phys. med. Gesellsch. zu Wurzburg. Bd. VIII, 1875.)

(44) **O. Hertwig.** *Unters. über den Bau und die Entw. du Cellulosemantels d. Ascidien.* Jen. Zeits. Bd. VII, p. 46, 1872.)

(45) **A. Kowalewsky.** *Ueber die Entw. d. Pyrosoma.* (Archiv. f. micr. Anat. Bd. XI, 1875.)

(46) **Ganin.** *Neue Thatsachen aus der Entw. der Ascidien.* (Z. f. w. Z. Bd. XX.)

(47) **Ussow.** *Zool. embryol. Unters.* (Archiv. f. Naturg. Jahrg. XLI.)

Idem. *Contrib. à la connaissance de l'organisation des Tuniciers.* (Mém. Soc. Imp. des Sc. nat. de Moscou (en Russe). Vol. XVIII, fasc. II.)

(48) **A. Giard.** *Sur l'embryagénie du genre Lithonephria.* (Comptes-Rendus, 1881.)

(49) **Kupffer.** *Die Stammesverw. zw. d. Ascid. und d. Wirbelth.* (Archiv. für micr. Anat. Bd. VI.)

(50) **Kupffer.** *Zur Entwick. d. einf. Ascidien.* (Archiv. f. micr. Anat. Bd. VII).

(51) **Metschnikow.** *Zur Entw. d. einfachen Ascidien.* (Z. f. w. Z. Bd. XIII.)

(52) **Playfair Mac Murrich.** *Origin of Test Cells in Ascidians.* (John Hopkin's Univ. Biolog. Lab. vol. II, nº 2.)

(53) **Mertens.** *Beschreib. d. Oikopleura.* (Oken. Isis.)

(54) **Huxley.** *On the Anatomy of Appendicularia and Doliolum.* (Phil. Transact. 1851, p. 595 et Roy. Soc. Proc. vol. VI, p. 41, 1851.)

(55) **Leuckart.** *Zoologische Untersuchungen.* (II, p. 1, 1854.)

(56) **Gegenbaur.** *Bemerkungen über Appendicularia.* (Z. f. w. Z. Bd. V, 1854, p. 344.)

(57) **Fol.** *Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messines.* (Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. de Genève, vol. XXI.)

(58) **E. Ray Lankester.** *The Vertebration of the tail of Appendicularia.* (Quart. J. of. micr. Sc. N. Ser. vol. XXII, 1882.)

(59) **Kupffer.** *Zur Entw. der einfachen Ascidien.* (Archiv. f. micr. Anat. Bd. VIII, 1872.)

TABLE DES MATIÈRES.

Pages.
INTRODUCTION 237

PARTIE DESCRIPTIVE.

CHAP. I. Le développement embryonnaire de la Claveline de Risso . . 257
Stade I. 257
Stade II. 262
Stade III 265
Stade IV 268
Stade V. 273
Résumé et conclusions 279
CHAP. II. Le cœur, le péricarde et les organes épicardiques 289
I. Développement du cœur et de ses dépendances chez la larve.
Stade I. 291
Stade II. 292
Stade III 293
Stade IV 295
Conclusions 299
II. Développement du cœur et de ses dépendances chez le bourgeon 306
Résumé et conclusions 317
III. Structure du cœur de l'adulte 318
CHAP. III. Développement du tube digestif. 322
CHAP. IV. Dévoloppement de l'appareil sexuel 327
A). De la genèse des appareils sexuels mâle et femelle. . . 328
§ I. Chez la Pérophore 328
§ II. Chez Phallusia scabroïdes 339
§ III. Chez Clavelina Rissoana 346
B). De l'ovogénèse chez la Claveline 350
CHAP. V. Les muscles longitudinaux de la Claveline 370

PARTIE GÉNÉRALE.

Le développement embryonnaire de la Claveline comparé à celui de l'Amphioxus 376

Pages.
I. La segmentation 376
II. La Gastrula 379
III. Formation des premiers organes aux dépens des feuillets primordiaux de la Gastrula. Tube médullaire 380
Notocorde 381
Mésoblaste 383
Tube digestif 385
Les larves urodèles des Tuniciers et les Appendiculaires présentent-elles une composition segmentaire? 392
Les fentes branchiales et les stigmates des Ascidiens 401
Le cœur des Tuniciers et le cœur des Vertébrés 409
Les organes sexuels des Ascidiens 414
Les cavités du corps chez les Tuniciers 423
Cavités péribranchiales et cavité cloacale 424
Cavité péricardique et épicarde 425
La cavité du cœur et les espaces sanguins 426
La cavité périviscérale chez Ciona 430
Les cavités sexuelles et rénales 433
Les Tuniciers et l'Amphioxus sont-ils des Poissons dégénérés? . . 437
De la place qui revient aux Tuniciers dans la classification du règne animal 458
Explication des planches 460
Note supplémentaire 468
Bibliographie 472

Contribution à l'étude du micrococcus de Friedländer,

PAR

F. HENRIJEAN
assistant à l'Université de Liége.

(Travail du laboratoire de Chirurgie).

Depuis longtemps déjà, on est porté à admettre la nature infectieuse de certaines pneumonies. Ce fait démontré par de nombreuses observations cliniques, a reçu sa confirmation, dans ces derniers temps, par les travaux de Friedländer, Fröboenius, Emmerich, etc. Le caractère épidémique de la pneumonie a fréquemment été signalé; mais l'existence de la pneumonie à frigore semblait être un obstacle à l'admission du caractère infectieux de la maladie. Dernièrement encore, un professeur éminent, Mr Peter, s'élevait contre l'idée que la pneumonie était d'origine microbienne. Mais à mesure que les observations se multiplient, les objections tombent et presque tous les auteurs admettent aujourd'hui l'existence d'un germe vivant comme cause, sinon de toutes, du moins de la plupart des pneumonies croupales. Il est intéressant de suivre à ce sujet les traités de pathologie interne : jadis, les épidémies de pneumonie croupale étaient considérées comme se trouvant sous la dépendance du climat, de conditions atmosphériques particulières, etc; puis le caractère épidémique est timidement attribué à un microorganisme enfin, les derniers parus admettent : les uns, qu'à côté des pneumonies à frigore il y a des pneumonies infectieuses; les autres, rejettent absolument l'idée que la pneumonie est une maladie à frigore.

Un point cependant encore resté en litige est la possibilité de la contagion directe de l'affection d'un individu à un autre; ce fait est d'ailleurs fort difficile à démontrer étant donné que l'on peut toujours chercher dans le milieu où vivent les individus malades les causes de la maladie ailleurs que dans l'air, et qu'en outre les individus en contact avec les malades ne présentent peut être pas les conditions nécessaires au développement de la maladie. Il faut alors une série de conditions que le hasard peut réunir mais qui peuvent aussi passer inaperçues quand elles se présentent dans un hôpital ou en temps d'épidémie alors que les causes d'infection sont multiples ou fort répandues.

Nous avons eu l'occasion d'observer, dans le service de chirurgie de Monsieur le professeur von Winiwarter, une petite épidémie de pneumonie intéressante pensons-nous à plus d'un titre. Cette observation est relative à cinq malades dont les histoires cliniques suivent :

I. Observation. — Salle 7. lit nº 19. H... Pierre, colporteur, 70 ans. Entré à l'hôpital le 25 décembre 1885. Depuis 5 jours, le malade présente au niveau du tendon rotulien du côté gauche, un gonflement rouge et douloureux. Actuellement, (25 décembre) on constate à ce niveau tous les signes d'une suppuration de la bourse prérotulienne. On pratique une incision large par laquelle il s'écoule du pus. On désinfecte rigoureusement et on draîne la plaie. Le 25 au soir, la température qui était déjà au dessus de la normale la veille, monte encore et atteint 39° 6. Le 26, on constate au côté interne de de la partie supérieure de la cuisse gauche, un gonflement rouge, douloureux à la pression. On constate en ce point l'existence d'un cordon dur correspondant aux vaisseaux.

Il s'est développé là une phlébite. Traitement : onguent mercuriel, enveloppement du membre par des compresses trempées dans le liquide du Burow, immobilisation dans une attelle de Volkmann. Le malade qui est alcolique reçoit dès le début, de l'alcool et des excitants.

Le 27 décembre, le malade a eu un peu de délire alcoolique.

28 décembre. Gêne respiratoire légère. On entend quelques râles dans la poitrine. Le thorax se soulève en masse. Potion excitante.

29 décembre. La température est de nouveau remontée, la gêne de la respiration est beaucoup plus prononcée. Les râles sont nombreux surtout à gauche. Diminution de sonorité à la partie inférieure gauche de la poitrine. Le délire augmente et devient agité. Vésicatoire à gauche. Excitants.

30 décembre. L'état est resté le même

31 décembre. Mort à 11 heures du matin.

Autopsie pratiquée 22 heures après la mort. Les autopsies ont été pratiquées par M. Firket, aggrégé à l'Université de Liége.

A l'ouverture de la cavité thoracique, on constate que les limites inférieures des poumons sont notablement rapprochées de la ligne médiane au point de recouvrir presqu'entièrement la face antérieure du cœur. Un peu de liquide clair dans la cavité du péricarde. Cœur légèrement hypertrophié dans le sens transversal, les cavités contiennent peu de caillots, le muscle n'est pas épaissi, consistance assez flasque, appareil valvulaire sain. Quelques traces de dégénéressence athéromateuse le long de l'aorte ascendante; le trou de Botal est fermé, il ne reste qu'une fente semi lunaire pénétrant dans une cavité en cul de sac.

Le poumon gauche est bridé par des adhérences conjonctives taciles à détacher; la cavité pleurale de ce côté est libre de liquide. Le lobe supérieure du poumon est emphysémateux. Le lobe inférieur est fortement hypérémié et dans les parties les plus déclives, il est devenu imperméable à l'air. Son tissu est hépatisé, mais ne présente pas les caractères tranchés de pneumonie franche. Poumon droit bridé également par des adhérences conjonctives faciles à détacher, lobe supérieur emphysémateux, lobe inférieur perméable à l'air mais fortement hypérémié. Rate notablement ramollie, volume normal, Paremchyme lie de vin. Reins paraissent sains, ils présentent tous deux de petits kystes de la substance corticale. Substance médullaire blanche anémiée. Estomac, contient un peu de matière colorée en jaune comme par la matière colorante biliaire; muqueuse tapissée d'un enduit assez épais. Intestin ne présente rien de particulier. Il est assez bien distendu par des gaz. La vésicule biliaire contient un peu de bile fluide. Foie ne présente rien de particulier.

Observation II. — D.... Nicolas, 37 ans, salle 7, nº 25. Entré à l'hôpital le 29 Décembre 1885. Il y a deux mois que le malade est guéri d'une plaie produite par un fragment de verre à la main droite. Depuis, il n'a pû mouvoir ni le pouce, ni l'indicateur. A première vue, on constate que le malade est fortement alcoolisé. Il a du tremblement des membres, la face bouffie, un panicule adipeux très développé.

Le 30 Décembre, le malade est soumis au chloroforme. La narcose est très difficile, on met à nu les extrémités périphériques des tendons des fléchisseurs du pouce et de l'indicateur de même qu'une extrémité centrale du fléchisseur surperficiel enfin l'extrémité centrale du palmaire grêle qui est très développée. On ne parvient pas à retrouver l'extrémité centrale du fléchisseur propre du pouce. L'espace entre les extrémités sectionnées du tendon de l'indicateur est de 3 centim. environ. On les réunit entre elles par du fil de soie que l'on entoure d'un tube de Neuber. L'extrémité périphérique du fléchisseur propre du pouce est réunie au palmaire grêle de la même façon que le précédent.

La nuit, le malade est pris de délire alcoolique.

1er Janvier 1886. Le délire augmente. Le facies est subictérique. Toux légère. Point de côté. Rien à l'auscultation. 2 Janvier, la toux a légèrement augmenté. Il en est de même de la température. Râles nombreux dans la poitrine. Matité. Le malade est absolument inconscient.

3 Janvier, les symptômes de la pneumonie augmentent.

4 Janvier, symptômes asphyctiques, mort subitement à 11 heures.

Traitement contre le délire : En tout, 70 gouttes teinture d'opium, 2 ctgr. de morphine, chloral, vin, alcool, plus tard.

Autopsie. — D.... Nicolas, 37 ans. Mort le 4 Janvier 1886 à 11 heures du matin. Autopsie 20 heures après la mort.

Un peu de sérosité jaunâtre ictérique dans les espaces sous arachnoïdiens de la région occipitale. Pas de méningite, paremchyme cérébral montre un peu d'hypérémie modérée du centre oval, coloration ictérique prononcée des téguments. Tâches rougeâtres à contours diffus dans le tissu sous cutané du bras. Rougeurs livides de la région dorsale. Le tissu adipeux sous cutané est très développé et atteint 3 1/2 centimètres au niveau de la paroi abdominale antérieure épiploon très chargé de graisse. Cœur assez volumineux. Trou de Botal n'est pas fermé. Il existe un adossement des parois dans un espace de 3 à 4mm. Cavités droites distendues par des coagulations fibrineuses décolorées. Appareil valvulaire sain muscle cardiaque assez pâle flasque. Les vaisseaux coronaires sont perméables ne présentant pas de dégénéressence, sauf quelques petits points d'infiltration graisseuse. Tissu adipeux sous péricardique modérément chargé de graisse on y trouve çà et là quelques petites ecchymoses. Au niveau du poumon gauche existent des adhérences anciennes considérablement distendues. Les deux poumons présentent dans les lobes inférieurs une hépatisation bâtarde à exsudat assez liquide encore spumeux par places. Le tissu ne surnage plus dans l'eau. Les bronches contiennent un exsudat ictérique. Rate à 10 cent. de long., 9 de largeur, 3 d'épaisseur. Très flasque. Reins mous et flasques. Paremchyme à une coloration ictérique. Capsule très épaisse. Le rein droit présente en outre une certaine hypérémie. Appendices épiploïques excessivement développés, mésenthère également chargé de graisse. Foie gras. La bile s'écoule aisément par l'ampoule de Vater. Rien de particulier à l'intestin.

Observation III. — Salle 7, lit nº 19. M.... Jacques 60 ans, journalier. Entré le 31 Décembre 1885. Lundi 28 Décembre dernier, le malade a fait une chute de 15 pieds de hauteur. Il est relevé sans connaissance. Le mardi, il prononce quelques paroles sans suite et retombe dans le coma.

On apporte le malade à l'hôpital le Jeudi 31 Décembre. Il est dans un état demi-inconscient. Il accuse cependant de la douleur dans la partie supérieure du sternum. L'ouïe est peu sensible. Le malade gémit et porte spontanément la main à la tête. Ecchymose peu considérable au niveau de l'œil gauche. La pupille de ce côté est plus dilatée que celle du côté droit. Toutes deux réagissent cependant à la lumière. Le malade pousse difficilement la langue hors de la bouche et lorsqu'il y parvient après des injonctions répétées, on constate qu'elle est déviée vers la gauche. La commissure buccale est abaissée du côté gauche enfin, tout ce côté du corps est paralysé. Les diverses sensibilités sont intactes. Le réflexe plantaire est exagéré du côté paralysé. Le thorax est ecchymosé à gauche et en haut. Fracture de la clavicule de ce côté près du sternum. Pas d'épanchement pleurétique, pas de râles dans la poitrine. Le malade avale difficilement. Rétention d'urine, constipation. Pas de contusion visible à la tête. Traitement : Glace sur la tête. Cathétérisme. Lavement.

1er Janvier. Température matinale 38°. Le 2 Janvier, température matinale 38, même état que la veille. Selles et urines involontaires. Le malade pousse de temps en temps un cri rappelant assez bien le cri encéphalique. Même traitement que le précédent, vin, alcool.

Cet état se maintient le 3 et le 4 Janvier, mais alors la température monte à 39° le 4 au soir. Légère toux sans expectoration.

Le 5 Janvier. La température matinale est de 38°. Temp. vespérale 38°6. Il y a de nouveau constipation et on est de nouveau obligé de sonder le malade. La poitrine en avant ne présente rien de particulier. En arrière il y a de la diminution de sonorité aux deux bases. Murmure vésiculaire affaibli quelques râles sous crépitants.

6 Janvier. Même état.

7 janvier. Température matinale 37° 2. La poitrine montre en arrière, une diminution de sonorité remontant à droite, jusqu'à l'angle de l'omoplate. Il existe des râles sous crépitants sonores à ce niveau, du souffle bronchique, renforcement de la voix et frémissement thoracique exagéré Toux grasse. Le malade avale les crachats. Du côté gauche, les signes de pneumonie s'étendent seulement au lobe inférieur. Le malade à une dyspnée considérable. La langue est sèche et fuligineuse. Dans la nuit du 7 au 8 janvier le malade semble revivre. Il peut donner quelques renseignements concernant sa personne. Il n'accuse aucune douleur. Il apparaît des contractures. Traitement Vésicatoire à droite. Polygala. Injection apomorphine. Camphre.

8 Janvier. Température matinale 36°. Le soir elle monte à 38°. Le malade tousse beaucoup. Pas d'expectoration. Le pouls, de plein qu'il était les jours précédents, devient faible irrégulier, inégal, accéléré ; déglutition difficile. Potion excitante, injection d'huile camphrée. Mort le 9 à 6 heures du matin.

Autopsie : 9 heures après la mort.

On ne constate ni plaie, ni ecchymose des téguments crâniens. De toutes petites excoriations sur le dessus de la tête, dues au rasoir. La grande aile du sphénoïde du côté gauche est fracturée. La fracture s'étend transversalement jusqu'au corps du sphénoïde qu'elle divise complètement suivant son diamètre transversal. La grande aile du côté droit est également fracturée, la ligne de fracture est oblique d'arrière en avant et un peu de dedans en dehors. Elle se perd en arrière au voisinage du rocher, en avant elle arrive jusque près de la portion orbitaire du frontal. Elle ne se rattache pas directement à la fracture du côté gauche. Le cerveau présente de l'œdème sous arachnoïdien du côté gauche. Sérosité rougeâtre vaisseaux fortement hypérémiés et en certains points, surtout dans le lobe occipital, il s'est fait une véritable hémorrhagie, d'ailleurs peu abondante. Du côté droit, on trouve une couche assez mince de caillots à la surface de l'hémisphère dans l'espace sous dural. Ces caillots se continuent à la base dans l'extrémité du lobe sphénoïdal qui est le siège d'une contusion avec destruction du paremchyme nerveux. Ces caillots sont enlevés au moins en partie par un filet d'eau. On constate que le paremchyme cérébral à l'extrémité antérieure des 3 premières circonvolutions sphénoïdales droites est fortement altéré. La substance grise est complétement détruite. La substance blanche, mise à nu, forme le fond d'une cavité qui mesure 7 centimètres dans le sens antéro-postérieur, 5 1/2 dans le sens transversal. Le point le plus profond de cette cavité creusée dans le paremchyme cérébral est à 2 centimètres environ au dessous du niveau de la surface. Des lésions de continuité, moins prononcées ou moins étendues, s'observent à la partie antérieure des 2^{me} et 3^{me} circonvolutions frontales, à la partie tout à fait inférieure de la pariétale ascendante et sur le pied de la 1^{re} sphénoïdale. Du côté gauche, pas de contusion du cerveau. La pie mère de ce côté se détache aisément par grands lambeaux. Du côté droit, elle adhère légèrement à l'écorce cérébrale mais ne présente pas d'exsudat inflammatoire appréciable. Le cervelet présente un petit foyer de contusion des couches superficielles de la face inférieure de l'hémisphère gauche. Le paremchyme examiné sur des coupes ne présente pas d'altération de l'hémisphère gauche. Du côté droit, le ramollissement s'étend à une assez grande profondeur en dedans des parties détruites par la contusion et cette altération arrive jusqu'à la partie postérieure de la capsule interne. Clavicule gauche fracturée près de l'extrémité antérieure. Cal assez volumineux. Hémorrhagie du tissu conjonctif et dans le tissu du médiastin devant le péricarde. Le péricarde contient une à deux cuillerées de liquide louche.

Pas d'altérations valvulaires du cœur. Trou de Botal non fermé. Adossement des cloisons sur une longueur de 2 à 3 centimètres. Il suffit du moindre tiraillement pour l'ouvrir.

Poumon gauche ne présente que de l'engouement, le poumon droit est tapissé d'une mince couche de fibrine et est le siège d'une hépatisation grise dans les lobes inférieur et moyen. L'exsudat est assez mou. Dans le lobe supérieur, un peu d'hypérémie et d'œdème. Rate plutôt petite. Rein gauche entouré d'une zone d'infiltration hémorrhagique. Estomac pas ramolli. Ecchymoses sur les deux faces au voisinage du cul de sac, surtout sur la face antérieure Tricocéphale dans cœcum. — Sillon respirat. léger au foie. Foie : Rien de particulier.

Observation IV. — C.... Pierre, entré dans le service le 25 Novembre 1885, pour une fracture simple des deux os de la jambe droite.

L'appareil plâtré que l'on a placé le jour de son entrée à l'hôpital (26 Novembre 1886) est enlevé seulement le 1er Janvier, on constate que la consolidation n'a pas eu lieu.

Le 5 Janvier. Narcose, irritation des fragments par frictions fortes, nouvel appareil plâtré.

Le 22 Janvier, vers 3 heures du matin, le malade a eu un frisson unique qui a duré à peu près deux heures mais qui n'a pas été jusqu'au claquement des dents, vers 4 heures, il commence a éprouver des douleurs dans l'hypocondre droit, l'épigastre et le dos. Le malade présentant de la constipation on lui donne 20 grammes de teinture de Jalapp composée. Il s'en suit trois selles liquides, sans coliques. Soulagement presque complet.

Vers 6 heures du soir, le malade présente un point de côté à la base droite du thorax. Dyspnée assez considérable, soif agitation. Peau chaude. Urines rares fortement chargées d'urates. Petite toux sans expectoration. L'examen du thorax montre à droite, une augmentation du frémissement vocal à la base s'étendant jusqu'à l'angle de l'omoplate, frottement pleurétique dans l'aiselle. Râles crépitants et sous crépitants rares s'étendant dans toute l'étendue du lobe inférieur. Le lobe inférieur gauche est aussi entrepris, le murmure vésiculaire y est diminué ; respiration puérile aux parties supérieures. L'espace semi-lunaire est conservé, matité a droite jusqu'au 4e espace. Pouls régulier, petit et accéléré. Température 38.4. Trait : inject. morphine. Boissons rafraîchissantes. 23 Janvier, le point de côté a disparu presque complètement dix minutes après l'injection. Le malade est soulagé cependant il ne dort pas la nuit. Le matin la température est 38.4, soif assez marquée pouls 104, petit et régulier. Dyspnée, le processus a fait des progrès surtout à droite, la matité s'étend jusque vers le milieu de l'omoplate, toute l'aisselle est entreprise. Les râles prennent, en certains points, un caractère sonore. Langue catarrhale épaisse portant l'empreinte des dents. Appétit nul, urines félriles. Pas de douleur du côté de la jambe. Température 38.8 le soir. Traitement : Potion excitante, digitale, vin. Pulvérisation d'acide phénique à 5 °/o tout autour du lit du malade de manière à le placer dans une atmosphère phéniquée.

24 Janvier. Température matinale 37.5. L'affection ne s'est plus étendue, crachats verdâtres, visqueux quelques uns sanguinolents. Râles crépitants sonores, souffle. Matité complète jusqu'à l'angle de l'omoplate à droite. Même traitement que la veille.

25 Janvier. Crachats visqueux renfermant du sang noir plus abondant que la veille. Le malade se sent mieux. Râles sans crépitants, souffle net à la base droite.

26 Janvier. Température normale. Crachats sanguinolents abondants, râles sonores, souffle bronchique. Résolution de la pneumonie. Crachats sanglants continuent encore plusieurs jours, mais l'expectoration devient plus abondante, plus facile viscosité disparaît.

Observation V. — X...., infirmier à la salle n° 7, lit n° 12, 30 Janvier. Le malade a présenté le matin un frisson assez intense, mais qui n'a pas été jusqu'au claquement de dents. Courbature, malaise, inappétence; figure injectée, chaleur intense à la peau, le malade doit s'aliter. Douleur du côté gauche en dehors du mamelon surtout aux inspirations profondes. La respiration est saccadée. Toux légère, sans expectoration. Son tympanique à la percussion. Pouls volumineux 100 à la minute. Langue catarrhale. Le malade attribue ces symptômes à ce qu'il s'est refroidit la veille. 1 Février, température matinale 39°. Signes de pneumonie à gauche. Crachats rouillés visqueux collants à la bouche. Température 39.6 le soir.

Traitement : Potion excitante. Pulvérisations d'acide phénique à 5 °/₀. Vésicatoire à gauche.

2 Février Température tombée à 37°6. Crachats rouillés. Respirations diminuée à gauche jusque vers l'angle de l'omoplate. Souffle. Quelques râles sous crépitants. Matité complète à la base, diminuée jusqu'à l'angle de l'omoplate.

Respiration moins gênée. La figure n'est plus si injectée.

3 Février. Douleur aux inspirations très profondes. Etat général meilleur. Température normale. Crachats sanguinolents. Respiration revient mais est toujours diminuée dans les parties entreprises. Herpès labialis.

5 Février. Le malade va bien, presque plus rien dans les crachats.

Le malade qui a importé la maladie, est le n° 19. H... Pierre un vieillard alcoolique, entré avec une affection pulmonaire d'apparence peu grave qui amena le développement d'une pneumonie. Le second était un individu d'apparence robuste mais également alcoolique, qui ne présentait au moment de son entrée aucun symptôme d'affection pulmonaire et chez lequel on ne s'attendait guère à voir se développer une maladie de cette espèce. C'est ce cas qui nous donna l'éveil.

Le 3^{me} cas de pneumonie que nous avons observé se présentait chez un individu offrant des lésions graves du côté de la tête, lésions ayant produit du coma avec diminution des forces respiratoires extrêmement favorable à la stagnation de l'air dans les voies aériennes aussi ne fûmes-nous pas trop surpris de voir se développer chez lui une affection pneumonique. Ce malade occupait le lit n° 19 laissé libre la veille de son entrée par le décès de H.... Pierre mort de pneumonie. C'est ce qui rend ce cas particulièrement intéressant. La literie avait été renouvellée à l'exception des rideaux qui entourent le lit de trois côtés.

Nous avons dans ce dernier cas recherché si les germes décrits par Friedländer et cultivés par Fröboenius existaient dans les poumons. A cet effet, nous avons, le 9 Janvier, enlevé au moyen de l'aiguille de platine stérilisée, un peu de la sérosité qui se présente à la surface d'une coupe du poumon malade; les coupes étant naturellement faites au moyen d'instruments stérilisés. Cette sérosité nous a servi à faire des cultures sur plaque, par la méthode de Koch. Ces plaques de gélatine sont placées à l'étuve à 20° C. Le 11 Janvier, la gélatine est recouverte d'une infinité de colonies blanches présentant à l'œil nu un volume variant d'un point microscopique, à la section transversale d'une aiguille ordinaire. Ces colonies sont d'un blanc opaque à l'œil nu. Elles ne liquéfient pas la gélatine. Vues au microscope, sous une faible grossissement, ces colonies présentent au centre une coloration grisâtre; à la périphérie, une transparence plus grande qu'au centre et un aspect blanc laiteux. Toute la colonie présente une ponctuation fine. Chez quelques unes, on voit au centre un point opaque. C'est la colonie profondément située qui est restée petite tandis que la partie superficielle est venue s'étaler à la surface de la gélatine formant la colonie caractérisée comme nous l'avons dit plus haut.

Ces colonies blanches présentent toutes les mêmes caractères microscopiques et macroscopiques. Nous les avons observées dans les cultures faites avec le liquide des lobes moyen et inférieur droit en nombre excessivement considérable sans autres colonies étrangères. Dans les plaques faites avec le liquide recueilli sur la plèvre, une ou deux colonies présentant les mêmes caractères, ont été observées.

Ces colonies blanches dans l'une et l'autre de ces cultures nous servent à inoculer des tubes de gélatine et à faire des préparations microscopiques. Ces dernières, colorées à l'aide du bleu de methylène ou du violet de gentiane montrent une quantité de microorganismes un peu plus longs que larges, très souvent accouplès par deux, quelquefois isolés. Autour de ces organismes, il parait exister une zone claire mais elle est peu distincte. Elle ne doit pas être confondue avec la capsule signalée par Friedländer, cette dernière ne se présentant pas dans les cultures et en outre la zone claire que nous signalons s'observant assez fréquemment autour de divers microorganismes.

Inoculées dans des tubes de gélatine à 5 °/₀, les colonies blanches se développent rapidement sous forme d'un trait blanc opaque s'étalant à la surface de la gélatine ou la dépassant légèrement en forme de dôme.

La gélatine n'est pas liquéfiée.

En inoculant, sur la surface de section de pommes de terre stérilisées, soit une colonie blanche, soit le produit du développement d'une de ces colonies dans un tube de gélatine, on voit qu'il se développe, sur cette surface de section, une masse blanche visqueuse présentant une ou deux petites bulles gazeuses. Le germe que nous avons cultivé présente donc tout-à-fait le caractère des colonies du pneumococcus décrit par Friedländer.

Avec le liquide de la plèvre nous avons obtenu outre des colonies liquifiant la gélatine et des moisissures, des colonies blanches présentant, comme nous le disions plus haut, les caractères macroscopiques des colonies de pneumococcus. Par les cultures en tube et sur pomme de terre cette manière de voir se trouva conformée

Ni pour le malade n° III, ni surtout pour celui qui est l'objet de l'observation IV, nous ne devons admettre l'entrée à l'hôpital avec une pneumonie; l'affection a été contractée dans le service. Nous avons songé à examiner l'air de la salle, à cet effet, nous nous sommes servis d'un appareil simple, composé d'un flacon de 5 à 6 litres fermé par un bouchon à deux tubulures; par l'une d'elles, passe un tube de verre qui pénètre jusqu'au fond du flacon et se recourbe à l'extérieur, il est destiné à fonctionner comme syphon. Par l'autre, pénètre un tube court, courbé à angle droit et relié à l'extérieur avec deux flacons laveurs contenant chacun de l'eau stérilisée (1 heure à 100° C) jusqu'à une hauteur de quelques millimètres. L'eau en s'écoulant par le syphon aspire dans le grand flacon l'air extérieur qui n'y arrive qu'après avoir barbotté dans l'eau stérilisée des flacons laveurs où il se débarasse de ses germes. Cette eau sert alors à préparer des plaques de gélatine avec 1, 5 et 10 gouttes de liquide prises dans le premier flacon laveur.

Après deux jours de séjour dans l'étuve à 20°, ces plaques présentent différentes espèces de colonies parmi lesquelles se trouvent certaines colonies blanches rappelant les colonies de pneumococcus. Ces colonies enlevées sous le microscope, au moyen de l'aiguille de platine, sont alors inoculées dans des tubes de gélatine. Après 48 heures, les tubes inoculés présentent un aspect varié, quelques-uns offrent absolument le caractère des cultures du germe de la pneumonie. D'autres, au contraire ont un aspect irisé avec développement de colonies entourées d'une auréole colorée, dans la profondeur.

Les cultures sur pommes de terre des germes développés dans les premiers tubes, présentent les caractères des cultures du coccus de Friedländer (masse visqueuse blanche avec développement de bulles gazeuses). Les colonies irisées donnent au contraire une masse visqueuse rosée sans développement de gaz. Nous avons examiné depuis, plusieurs fois l'air de la salle, sans y trouver de pneumococcus.

Les préparations microscopiques des premières cultures, rappellent absolument les préparations des diplococcus de la pneumonie. Il est impossible de différentier ces préparations de celles obtenues au moyen des cultures du poumon.

Le 25 janvier 1886 nous cherchons également par la méthode de Koch, à isoler les germes contenus dans les crachats sanglants expectorés par le malade n° 11 et par l'infirmier (observations IV et V). Dans les deux cas, nous avons obtenu un grand nombre de colonies blanches présentant, microscopiquement et macroscopiquement (dans les différentes cultures), les caractères des colonies de pneumococcus de Friedländer et diverses autres espèces, parmi lesquelles, un grand nombre présentant une coloration jaune, constituées par des sarcines. (Les deux malades présentaient une langue chargée, catarrhale, peut-être faut-il chercher là l'origine des surcines.)

Il ne nous manque plus qu'un seul caractère pour pouvoir établir avec certitude le diagnostic de l'espèce du germe auquel nous avons à faire dans tous ces cas. C'est celui de l'expérimentation sur les animaux. Dans le cas de la pneumonie l'expérimentation sur les animaux perd de son importance nous dirons pourquoi plus loin. Les expériences faites à ce sujet ont donné jusque maintenant des résultats qui ne concordent pas. L'animal qui paraît se prêter le mieux à ces inoculations est la souris. C'est elle que nous avons employée.

En injectant directement dans le poumon une émulsion de germes dans du bouillon stérilisé, nous avons obtenu :

1° La mort avec les cultures provenant des germes du poumon.

2° La mort avec les cultures provenant des colonies de l'air ressemblant aux colonies de pneumococcus.

3° Les animaux sont restés vivants avec les colonies de l'air donnant des cultures blanches irisées dans les tubes.

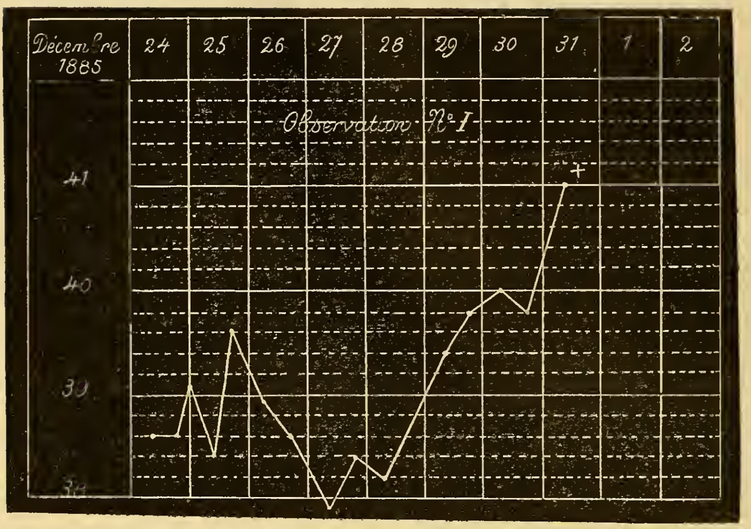
4° Les animaux sont restés vivants avec d'anciennes cultures de pneumonie faites au mois de Juillet 1885 et de nouveau reinoculées en Janvier 1886.

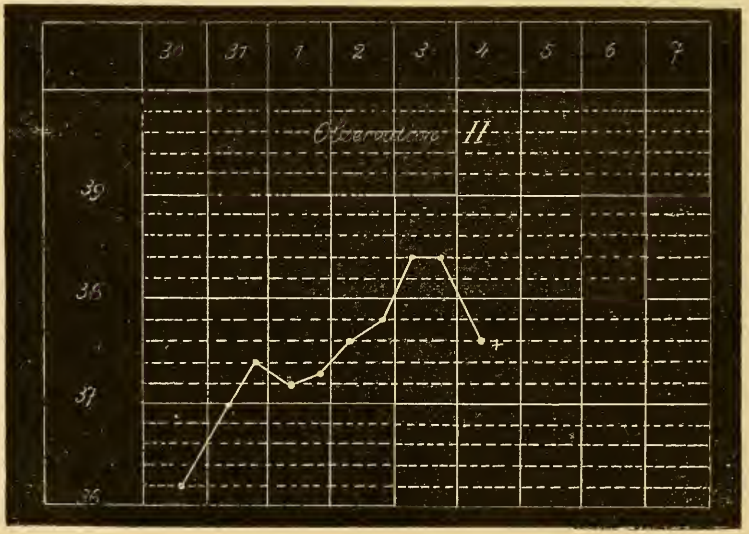
Nous n'avons pas encore réussi à colorer la capsule, mais ce n'est pas là, pensons-nous, un fait essentiel car, on a signalé l'absence de capsule dans un grand nombre de cas et les circonstances dans lesquelles elles se rencontrent, circonstances dépendant de l'âge du micrococcus, du mode de préparation et de coloration, ne sont pas encore bien connues.

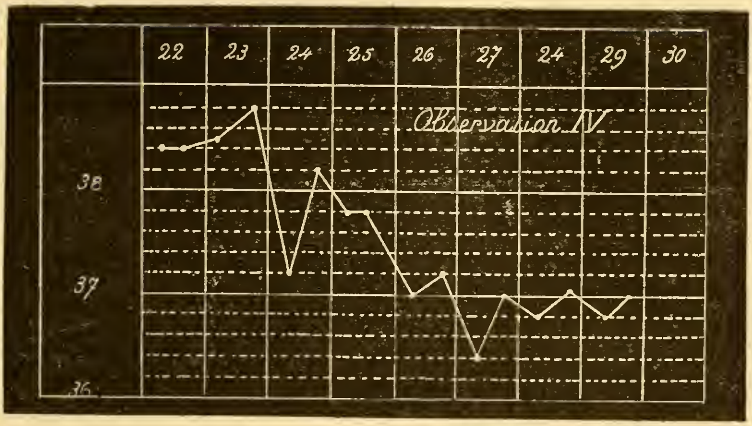
D'après les observations qui précèdent, d'après les résultats obtenus par la méthode de Koch, nous devons admettre que la petite épidémie de pneumonie dont nous avons été témoin, est due au microccocus de Friedländer. En effet, nous l'avons trouvé dans les trois derniers cas de pneumonie et dans l'air de la salle. On a souvent signalé l'absence de ce micro-organisme dans les crachats pneumoniques, mais ce n'est pas là une objection suffisante pour lui refuser toute action pathogène. On sait d'ailleurs maintenant que ce germe produit la pneumonie chez les animaux dans certains cas, tandis que dans d'autres, il reste sans effet. Il faut pour qu'il produise son action pathogène, une série de conditions encore peu connues; conditions d'ordre physique ou chimique, ou peut être même les deux. Enfin, nous ne pouvons pas dire avec certitude que toutes les pneumonies chez l'hommes soient dues à un même germe. Schütz a démontré l'existence chez les oiseaux, de pneumonies dues à des spores de moisissures. La pneumomycose aspergilleuse produite par l'Aspergillus fumigatus peut exister à l'état épidémique.

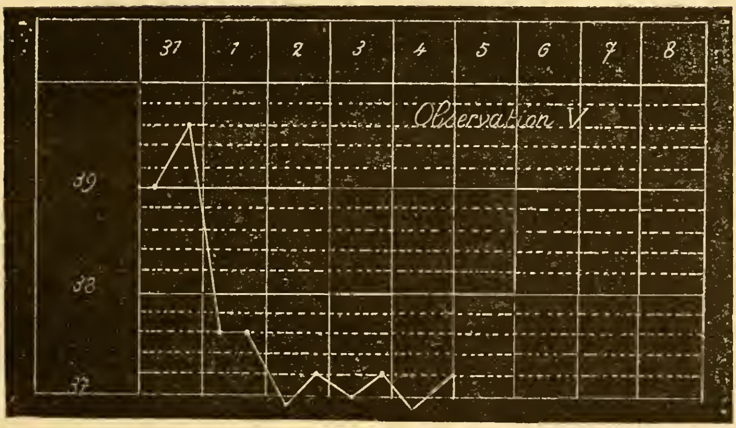
Nous voyons que les moisissures ordinaires peuvent donner lieu à des affections pneumoniques, quoi d'étonnant alors qu'un germe de l'air trouvant à un certain moment dans les poumons des conditions favorables à son développement s'y multiplie et produise des désordres graves.

Avant de terminer cette note, nous nous permettrons de revenir un instant encore, sur les deux dernières observations de malades. Dans ces deux cas, il y a eu une chute rapide de la température et une diminution considérable de la durée de la maladie. Or, dans ces deux cas, nous avons dès l'apparition des symptômes pneumoniques, établi des pulvérisations d'acide phénique à 5 °/₀ autour du lit du malade de façon à placer celui-ci dans un nuage antiseptique. Est-ce à cela que nous devons attribuer la terminaison rapide de l'affection? Nous pensons qu'il serait nécessaire pour se prononcer de répéter cette expérience au début de la pneumonie contagieuse, et de faire des recherches sur les propriétés de l'acide phénique vis-à-vis du pneumococcus de la pneumonie. Enfin, il serait également intéressant de rechercher l'influence de l'oxygène et de la température sur les propriétés de ce germe, pour voir dans quelles conditions sa virulence diminue. Nous voyons, par ce qui est dit plus haut, que les cultures du micrococcus de la pneumonie peuvent devenir inactives. Peut être la diminution de gravité des deux derniers cas est elle spontanée.


Décembre
1885
24
25
26
27
28
29
30
31
1
2
Observation N° I
41
40
39
38
+


30
31
1
2
3
4
5
6
7
Observation II
39
38
37
36
+


22
23
24
25
26
27
24
29
30
Observation IV.
38
37
36


31
1
2
3
4
5
6
7
8
Observation V.
39
38
37

BIBLIOGRAPHIE.

FRIEDLÄNDER. Virchow's Archiv. Bd. 87, 1882.

— Fortschr. d. Medicin. Volume I, 1883, page 715.

— id. Volume II, page 333.

— id. Volume III.

EMMERICH. id. Volume III.

CORNIL et BABÈS. *Les Bactéries*. Paris, 1885.

KLEIN. *Microbes et Maladies*, traduit par Fabre-Dommergue. Paris, 1885.

MENDELSOHN. *Die infectiose Natur d. Pneumonie.* Zeitsch. f. kl. Medic. VII, 2.

JÜRGENSEN. *Croupöse Pneumonie.* Fortschr. d. Medicin 1884. 2. p. 98.

R. EMMERICH. *Pneumoniecoccen. in d. Zwischendecken Füllung als. Ursache einer Pneumonie Epidemie.* Fortsch. d. Med. 1884, p. 153.

TALAMON. *Progrès médical*, 1883, p. 1030.

AFANASSIEW. Comptes-rendus de la Soc. de Biologie, 1883.

A. FRÄNKEL. *Verh. d. Congr. f. innere Medicin*, 1884.

KLEIN. Med. Centralb. 1884.

DRESCHFELD. *Ueber Wanderpneumon. ü. ihre Beziehung, etc.* Fortsch. d. Medic. III, 1885.

Traités de Pathologie interne. Jaccoud. Strümpell. Niemeyer, etc.

PUCCI. *Contribuzione alla cura della pneumonite coll' uso interno dell' acido fenico.* Il Morgagni. Luglio, 1883.

SALVIOLI. Archives pour les sc. méd. Vol. VIII, 1884.

PIO FOA et GEORGES RATTONE. Archives italiennes de Biologie, 1884. Fasc. III, page 366.

Sur la morphologie de l'appareil urinaire des Lépidoptères,

PAR

N. CHOLODKOVSKY.

(PLANCHE XVII).

Un anatomiste éminent écrivait en 1853 : " L'ordre des „ Lépidoptères est certainement le plus naturel de toute la „ classe des Insectes. Son organisation, *moins connue* que „ dans les autres groupes, présente une uniformité en tout „ semblable à celle des caractères extérieurs. Les recherches „ anatomiques faites sur plus de 50 espèces nous permettent „ de porter cette appréciation ; aussi pouvons nous dire que, „ sauf de légères différences, d'une importance tout à fait „ secondaire, *l'histoire anatomique d'un Lépidoptère quelconque donne une idée complète de l'organisation de l'ordre „ entier.* „ (1).

La plupart des zoologistes actuels partagent cette manière de voir; aussi n'est ce pas sans quelque surprise que j'ai rencontré en étudiant les tubes de Malpighi des Lépidoptères, des différences telles qu'on n'en rencontre dans aucun autre ordre d'Insectes. Ce fait montre que nos connaissances, en ce qui concerne l'organisation de ces animaux, sont moins avancées qu'on le croit généralement.

En scrutant l'anatomie de quelques Microlépidoptères j'ai rencontré quelques particularités relatives aux tubes de Malpighi, qui m'ont engagé à étendre mes recherches à un nombre aussi considérable que possible de représentants de cet ordre. Schindler a démontré la fonction rénale de ces organes et ses travaux, confirmés par ceux de plusieurs autres savants, permettent de donner aux tubes de Malpighi le nom de canaux urinaires. J'ai reconnu qu'il existe, chez les Lépidoptères, des différences notables dans la constitution de l'appareil rénal et que l'on peut ramener à trois types les dispositions diverses réalisées par les tubes de Malpighi chez les Insectes de cet ordre. J'ai consigné, dans deux notes successives (1), adressées à l'Institut de France, les conclusions de l'étude que j'ai faite des tubes de Malpighi chez les Papillons. Le présent travail a pour but de faire connaître les faits sur lesquels ces conclusions reposent, et les déductions que je crois pouvais en tirer.

---

(1) Annales des sciences naturelles. 3^{me} Série, Zoologie, vol. XIX, 1853.

Il est facile, en disséquant l'abdomen de la Teigne des Chambres (*Tineola biselliella, Hummel*), d'extraire du corps l'estomac avec l'intestin et les tubes de Malpighi. La forme de ces organes est très particulière. Au lieu de six tubes ou de canaux ramifiés on ne trouve, chez la Teigne, que deux tubes simples, assez longs, d'un diamètre relativement considérable et repliés plusieurs fois sur eux-mêmes le long du tube alimentaire. Ils sont retenus dans leur position par de nombreuses trachées et par le corps adipeux, qui est fort peu développé chez ce petit Lépidoptère. La structure des tubes urinaires se maintient identique dans toute leur longueur. Les cellules glandulaires sont petites et possèdent des noyaux irrégulièrement arrondis. Je ne me suis pas spécialement occupé de l'histologie de ces organes : l'on possède plusieurs travaux importants sur la structure des tubes de Malpighi des Insectes. Il me suffira de citer ceux de Schindler et de Leydig.

C'est un fait bien exceptionnel que l'existence de deux tubes seulement chez la Teigne. Il n'y a guère que quelques Coccides qui soient dans le même cas. L'on sait que, chez les Lépidoptères en général, il existe constamment six tubes de Malpighi (1). Aussi ai-je disséqué un grand nombre d'individus pour bien m'assurer que la disposition que je viens de signaler est constante chez la Teigne et non pas seulement un simple accident.

---

(1) Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris, 1884.

Je me suis procuré des chenilles et des chrysalides de la Teigne. En disséquant ces chenilles j'ai constaté, à mon grand étonnement, qu'elles possèdent invariablement six tubes de Malpighi comme les chenilles des autres Lépidoptères. Les tubes de la chenille de *Tineola bisellhella* sont longs et variqueux. Les cellules épithéliales glandulaires de ces organes sont assez grandes; elles possèdent des noyaux arrondis; elles alternent entre elles de telle sorte que, en face d'une cellule, se voient toujours deux autres demies cellules (fig. 3). La larve diffère donc de l'adulte non-seulement par le nombre, mais aussi par la structure des tubes urinaires.

L'on sait aujourd'hui que les tubes de Malpighi appartiennent à la catégorie des organes qui subissent le phénomène de l'histiolyse, lors de la métamorphose. L'on conçoit donc, jusqu'à un certain point, les différences que je viens de signaler entre la larve et l'insecte parfait. Mais d'où procèdent les canaux urinaires de l'adulte? Une partie des tubes de la chenille se conserve-t-elle et constitue-t-elle l'ébauche aux dépens de laquelle se développent les organes de l'insecte parfait, ou bien ces derniers sont-ils des formations nouvelles indépendantes des organes urinaires de la larve? J'ai recueilli un grand nombre de chrysalides de la Teigne et je me suis appliqué à chercher la solution de ce problème. Voici les résultats de mon étude.

Les chrysalides d'un jour ressemblent complètement aux chenilles en ce qui concerne leurs tubes de Malpighi.

---

(1) Les résultats annoncés par Suckow, d'après lequel il n'existerait chez *Hyponomeuta evonymella* et chez *Pterophorus pentadactylus* que quatre canaux urinaires, ont été reconnus inexacts.

A la fin du second jour on constate quelques changements : L'estomac a encore conservé sa forme; il est rempli de détritus graisseux. L'intestin (Enddarm des Allemands) est plus long que celui de la chenille. Sa consistance est très tendre; les cellules de sa paroi sont claires et petites; leurs noyaux sont à peine visibles.

Les tubes terminaux, au nombre de six, présentent des indices évidents de dégénérescence graisseuse. Les contours des noyaux deviennent peu apparents (fig. 3), tandis que leur protoplasme est parsemé de petits gouttelettes graisseuses. La consistance de ces tubes est très faible. C'est surtout au point où les tubes terminaux s'abouchent dans le tronc commun, qui aboutit à l'intestin, que la rupture se fait avec la plus grande facilité. Ce tronc, que j'appellerai *tronc basilaire* (*Basalstück* des Allemands) est plus résistant; il est formé par des cellules plus opaques, pourvues de noyaux très apparents. Si, après avoir isolé l'appareil, on cherche à retourner la préparation, les tubes terminaux se séparent du tronc basilaire, au lieu même de leur convergence, alors même que l'on prend les plus grandes précautions pour éviter cette rupture (fig. 2).

Au troisième jour on ne réussit plus à constater l'existence d'une connexion organique quelconque entre le tronc basilaire et les tubes terminaux. Le tronc basilaire s'est légèrement accru et les parois intestinales sont devenues plus résistantes. Autour de l'estomac, dont la forme s'est déjà légèrement modifiée, on rencontre des débris des tubes terminaux.

Il est visible que les tubes terminaux disparaissent peu à peu par histiolyse, tandis que le tronc basilaire s'accroit au contraire de plus en plus, comme j'ai pu le constater par l'examen comparatif de chrysalides de plus en plus âgées. Ces troncs, tout en s'allongeant progressivement, ne se ramifient pas; ils deviennent, à la suite d'un allongement de plus en plus considérable, les vaisseaux urinaires simples de l'adulte.

Pourquoi la chenille possède-t-elle six tubes Malpighiens, tandis que l'imago n'en a que deux, à la fois plus gros et plus courts? Nous ne sommes pas en mesure de donner à cette question une réponse positive; mais il est vraisemblable que la raison en est dans ce fait que la chenille prend une nourriture abondante, que la nutrition est par conséquent très active chez elle, qu'elle a besoin pour l'élimination des résidus nutritifs, d'organes étendus en rapport avec l'activité de leur fonctionnement; le papillon, qui ne prend pas de nourriture et chez lequel les pièces buccales sont si peu développées n'a pas besoin d'organes urinaires aussi considérables. Pour l'insecte parfait la légèreté du corps est une condition avantageuse et l'atrophie des tubes terminaux, si développés dans la chenille, réalise les conditions requises pour la facilité du vol.

Nous trouvons chez la Teigne de la cire (*Galleria mellonella*, L.), qui appartient à la famille des Pyralides, une constitution plus curieuse encore de l'appareil urinaire. Un hasard heureux fit tomber entre mes mains quelques gâteaux à miel habités par un grand nombre de chenilles et de chrysalides de cet insecte si nuisible à l'apiculture. Les dispositions de l'appareil urinaire de ce Lépidoptère sont uniques : elles n'ont été rencontrées jusqu'ici chez aucun autre Insecte. Au lieu des tubes ramifiés dichotomiquement de la plupart des Lépidoptères, au lieu des tubes simples de la Teigne des chambres, l'on trouve, chez *Galleria mellonella,* deux arbres richement et irrégulièrement ramifiés (fig. 4 et 5). Chaque arbre se constitue de cinq ou six troncs d'origine partant d'un prolongement latéral très court de l'intestin. L'on ne voit ici ni un tronc basilaire, ni trois tubes terminaux, ni biffurcation d'un tronc en deux branches primaires, dont l'une se biffurque une seconde fois en deux branches secondaires. Cependant je pense que l'on doit considérer le petit prolongement latéral de l'intestin comme étant homologue au tronc basilaire des autres Lépidoptères. Les cinq ou six rameaux de l'arbre Malpighien des *Galleria* ont des dimensions très variables. L'intestin et l'estomac sont enveloppés par les ramifications de l'appareil urinaire.

On ne trouve que chez certains Arachnides des vaisseaux de Malpighi semblables à ceux des *Galleria.*

Les cellules des tubes urinaires de ce petit Lépidoptère sont très grandes; elles sont pourvues de noyaux très considérables et à formes irrégulières. Ces noyaux sont très avides de carmin; aussi ne peut-on guère voir de plus belles images microscopiques que celles que fournissent les organes qui nous occupent, quand ils ont été traités par une matière colorante carminée et qu'on les examine en se servant d'un faible grossissement.

En présence des différences que j'avais constatées, chez la *Tineola biselliella*, entre les tubes Malpighiens de la chenille et ceux de l'adulte j'ai entrepris avec une curiosité bien justifiée l'étude des métamorphoses de la *Teigne de la cire.* Il s'est trouvé que la chenille de ce dernier Lépidoptère possède, comme d'ordinaire, six vaisseaux de Malpighi et les recherches faites sur les chrysalides ont montré que le tube alimentaire et les canaux urinaires de la chrysalide subissent, aux premiers jours de la phase chrysalide, des changements semblables à ceux que nous avons signalés chez la Teigne des chambres. Ensuite les tubes terminaux disparaissent et, à leur place, apparaissent un certain nombre de petits bourgeons aux deux côtés du bout antérieur de l'intestin (fig. 6). Ces bourgeons ont d'abord, ainsi que l'intestin lui-même, une consistence très molle; mais au fur et à mesure qu'ils s'allongent et qu'ils se ramifient ils gagnent en consistance; en même temps la forme de l'appareil compliqué de l'adulte se dessine (comparer les figures 5 et 6).

Ainsi dans ce cas, comme dans le précédent, les vaisseaux urinaires de l'imago constituent une formation secondaire, qui prend naissance à la phase chrysalide.

La portée physiologique de ces processus n'est pas plus claire ici que chez la Teigne des chambres. Dans les deux cas nous devons nous contenter d'une hypothèse plus ou moins plausible. La chenille de la Teigne de la cire dévore des quantités énormes d'une substance grasse; l'animal lui-même et tous ses tissus semblent formés de cire. Il est probable, que la graisse et les autres substances carbonées amassées dans le corps de la chenille sont utilisées, pendant la phase chrysalide, au moment où les organes subissent les métamorphoses les plus considérables. Le grand développement des vaisseaux urinaires peut permettre l'élimination rapide de grandes quantités de produits d'oxydation de ces substances grasses, qui servent à la nutrition de la chrysalide et à l'élaboration des tissus et des organes de l'imago.

L'on trouve en effet, çà et là, dans les vaisseaux urinaires de la chrysalide, des amas volumineux de produits excrétoires, qui déterminent parfois des dilatations considérables de quelques rameaux de l'arbre malpighien (fig. 5).

Quant aux autres Lépidoptères, j'ai trouvé, après avoir étudié un très grand nombre de représentants de toutes les familles principales, que les vaisseaux Malpighiens ne présentent que des variations assez insignifiantes et que peu d'espèces nous offrent sous ce rapport quelques particularités dignes d'être signalées. Je me borne à donner ici un aperçu sommaire des variations de l'appareil dans les diverses familles de l'ordre des Lépidoptères.

Parmi les *Papillons (Rhopalocères)*, dont les vaisseaux urinaires sont en général très longs, les *Papilionides*, les *Piérides* et les *Nymphalides* (1) possèdant un tronc basilaire court. L'on sait que ce tronc se divise, chez les Lépidoptères, en deux rameaux, dont l'un reste indivis jusqu'à son extrémité, tandis que l'autre se divise en deux canaux terminaux. A la partie de l'appareil urinaire qui se trouve entre les deux biffurcations je donnerai le nom de *tronc secondaire*. Les familles susnommées ont le tronc secondaire plus court que le tronc basilaire.

Les *Lycœnides*, les *Hespérides* et surtout les *Satyrides* ont le tronc basilaire relativement plus long que les familles précédentes.

---

(1) Les noms des familles sont cités suivant le catalogue des MM. Staudinger et Wocke.

Chez les *Sphingides* et chez les *Sésiides* (dont j'ai étudié le *Bembecia hylæiformis*, Lasp.) le tronc basilaire est d'une longueur modérée et le tronc secondaire est assez long. Quelques Sphingides possèdent des vaisseaux urinaires ornés dans la plus grande partie de leur longueur de petites branches latérales, qui leur donnent un aspect plumeux (fig. 7). Evidemment ces branches doivent être considérées comme des varicosités exceptionnellement développées des vaisseaux urinaires. Elles semblent résulter de la prolifération des grandes cellules qui forment les varicosités dont j'ai parlé plus haut. Quoi qu'il en soit, cette particularité des vaisseaux Malpighiens, que j'ai trouvée par exemple chez le *Macroglossa fuciformis*, L. et que M. Schindler a signalée chez le *Sphinx convolvuli* (1), n'empêche pas de retrouver, dans les vaisseaux urinaires des Sphingides, la forme typique si répandue chez les Lépidoptères; ce type diffère radicalement de l'appareil urinaire de la *Galleria mellonella*, chez laquelle ni le nombre des rameaux primitifs, ni le mode de ramification ne correspondent au type général des vaisseaux Malpighiens des Lépidoptères.

Chez les *Zygænides* le tronc basilaire est un peu élargi et renflé; il forme la *vessie urinaire* c'est-à-dire une espèce de réservoir, où les produits urinaires s'amassent avant de passer dans l'intestin. Le tronc secondaire des Zygænides est court.

Chez les *Lithosides* (au moins chez la *Setina irrorella*, Cl., que j'ai étudiée) la vessie urinaire acquiert les plus grandes dimensions. Elle représente un organe à peu près sphéroidal; le tronc secondaire fait défaut et les trois vaisseaux terminaux aboutissent isolément à la vessie urinaire (fig 8). Les cellules des parois de la vessie urinaire sont petites et pourvues de noyaux arrondis, tandis que les cellules des vaisseaux

---

(1) Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XXX.

Malpighiens sont grandes et leurs noyaux affectent une forme irrégulière.

Les *Arctiides* possèdent des vaisseaux Malpighiens très longs; le tronc basilaire et le tronc secondaire sont très courts. Les *Hépialides* (*Hepialus humuli*, L.) et les *Cossides* ont le tronc basilaire et le tronc secondaire assez longs.

Les *Saturnides* (*Aglia Tau,* L.) possèdent un tronc basilaire fort court, tandis que leur tronc secondaire est assez long.

Les *Bombycides,* les *Notodontides* et les *Noctuines* possèdent pour la plupart un tronc basilaire et un tronc secondaire très distincts; celui-ci est toujours un peu plus long que le tronc basilaire.

Parmi les *Géométrides* quelques espèces se rapprochent par la forme de leurs tubes urinaires des Noctuines (*Cidaria*, *Eucosmia*, etc.), les autres des Nymphalides (*Ematurga*, *Bupalus*, etc.). Quelques espèces possèdent un tronc basilaire beaucoup plus long que le tronc secondaire; parfois il paraît renflé et contient des produits urinaires; il représente une forme intermédiaire entre le tronc basilaire ordinaire et la vessie urinaire (*Geometra papilionaria*, L.).

Chez les *Pyralides* la forme des vaisseaux urinaires est semblable à celle des Noctuines; mais parfois avec une prédominance considérable du tronc secondaire. La *Galleria mellonella* nous offre une forme exceptionnelle de l'appareil urinaire; la structure et le développement de cet appareil ont été décrits plus haut.

Parmi les *Tinéines* nous rencontrons des variations fort intéressantes de l'appareil urinaire. De toutes les espèces que j'ai étudiées, trois (*Tineola biselliella* Humm., *Tinea pellionella* L., *Blabophanes rusticella* Hb.) possèdent deux vaisseaux Malpighiens simples assez longs et gros. Il se peut que cette forme remarquable de l'appareil urinaire soit encore plus répandue parmi les Lépidoptères, ce que pourront montrer les recherches futures. Toutefois elle semble exclusive au groupe des *Tinéides.* Nous trouvons en outre une forme très instructive des vaisseaux Malpighiens chez la *Tinea misella* Z. Ce petit Lépidoptère possède un tronc basilaire assez court et un peu renflé, qui se divise en deux tubes peu allongés, comme chez la plupart des Tinéines. L'un de ces tubes reste indivis, comme d'ordinaire chez les Lépidoptères, l'autre ne se divise que tout près de son extrémité en deux rameaux fort courts (fig. 9). On pourrait dire, par conséquent, que la *Tinea misella* n'a que 4 vaisseaux de Malpighi; mais il nous semble évident, si l'on se place au point de vue morphologique, que les deux petits rameaux terminaux sont deux vaisseaux Malpighiens peu développés. *Tinea misella* posséderait un tronc secondaire excessivement long.

En faveur de cette interprétation nous pouvons invoquer l'appareil urinaire de *Pleurota bicostella* Cl. (fig. 10). Nous trouvons, chez ce Lépidoptère, un tronc basilaire fort court et un tronc secondaire très long; celui-ci se divise en deux rameaux de longueur modérée, qui sont sans aucun doute homologues aux vaisseaux terminaux. Ainsi la *Pleurota bicostella* nous offre une forme de l'appareil urinaire, intermédiaire entre la forme typique et celle de *Tinea misella*. Les autres Tinéines, dont j'ai étudié un grand nombre d'espèces, possèdent la forme typique des vaisseaux urinaires, avec un tronc basilaire peu allongé d'ordinaire et un tronc secondaire plus long que le précédent. Une espèce que je regrette de ne pas avoir pu déterminer, mais qui semble appartenir au genre *Gelechia*, présente une particularité remarquable : son tronc basilaire est excessivement long, tandis que son tronc secondaire est presque nul.

Chez les *Tortricines* les vaisseaux Malpighiens ont le tronc basilaire assez court et le tronc secondaire assez long.

Les *Ptérophorines* possèdent, au contraire, le tronc basilaire d'une longueur considérable, tandis que leur tronc secondaire est assez court.

Nous avons exposé jusqu'ici les résultats objectifs de nos études anatomiques. Nous devons nous demander à présent, quelle est la portée morphologique des variations que nous avons signalées dans l'appareil urinaire des Lépidoptères. Les formes diverses qne nous avons décrites peuvent elles se déduire d'un type unique et quelle est l'origine de toutes ces variations? Pour résoudre ces questions, nous devons recourir aux données de l'embryologie, sans laquelle aucune généralisation morphologiqne ne peut se justifier.

Les travaux de Hatschek (1) et de Tichomirow (2) ont mis en lumière le mode de développement des vaisseaux Malpighiens des Lépidoptères. Nous savons aujourd'hui que ces organes procèdent de deux diverticules latéraux du rectum (Enddarm); ils apparaissent d'abord sous la forme de deux troncs simples à l'origine, qui se ramifient plus tard pour donner naissance aux six vaisseaux Malpighiens. *L'embryon d'un Lépidoptère ne possède que deux troncs basilaires.* Nous n'avons qu'à comparer notre figure 2 avec la figure 31 (page 42) du beau travail de Tichomirow sur le développement embryonnaire du *Bombyx mori,* pour justifier cette affirmation.

Le tronc basilaire représente, par conséquent, l'élement le plus primitif et le plus important de l'appareil urinaire des Lépidoptères. Aussi cette partie de l'appareil ne fait-elle jamais défaut. Chez la *Tineola biselliella* l'appareil urinaire n'est constitué que par deux troncs basilaires très allongés; chez la *Galleria mellonella* une arborescence formée d'un grand nombre de rameaux se rattachent à chacun des troncs basilaires, cette fois peu développés; enfin, la plupart des Lépidoptères possèdent deux troncs basilaires plus ou moins développés, se ramifiant en six (trois de chaque côté) vaisseaux urinaires. Ces vaisseaux prennent ordinairement naissance au nombre de deux (de chaque côté), dont l'un seulement se bifurque; ou bien ils peuvent, comme chez les Lithosides, naître directement du tronc basilaire distendu en une vessie urinaire. Il s'ensuit que la portée morphologique du tronc basilaire est toute autre que celle des autres parties de l'appareil urinaire. Tandis que le tronc basilaire est un organe primitif et archaïque, la partie terminale ramifiée de l'appareil urinaire représente une formation secondaire, qui subit des modifications diverses. Cette différence de valeur morphologique se réflète quelquefois jusques dans la structure histologique du tronc basilaire. Dans les cas où le tronc basilaire est dilaté en une vessie urinaire bien caractérisée, ses parois renferment des élements musculaires semblables à ceux que l'on trouve dans les parois de l'intestin (Schindler). Ce caractère n'a pas cependant une bien grande importance, puisque, dans la plupart des cas, le tronc basilaire ne diffère pas, par la structure de ses parois, du reste de l'appareil urinaire. Pour établir la signification morphologique des diverses parties du système urinaire, l'histologie fournit des renseignement beaucoup moins importants que l'embryologie et la métamorphologie.

---

(1) Jenaische Zeitschrift, Bd. XI.

(2) *L'embryologie du Bombyx mori*, Moscou 1882 (en russe).

Si le tronc basilaire est la partie principale de l'appareil urinaire des Lépidoptères, il est permis de dire que ces insectes ne possèdent au fond que deux vaisseaux urinaires, qui demeurent non ramifiés chez quelques espèces, tandis que chez la plupart d'entre elles ils se ramifient de différentes manières. En admettant cette interprétation, qui nous semble être assez correcte, nous arrivons à la conclusion, que l'appareil urinaire des Lépidoptères porte au fond un caractère archaïque bien marqué. Les organismes, qui ont donné naissance aux Hexapodes, paraissent avoir possédé deux vaisseaux de Malpighi indivis. Les travaux de Moseley et de Balfour sur l'anatomie et l'embryologie de *Peripatus*, tendent à établir que les Insectes, dérivent de formes voisines des Myriapodes. Or, les Chilopodes ne possèdent que deux tubes Malpighiens simples, et les Chilognathes deux tubes de Malpighi, qui aboutissent à l'intestin par deux troncs basilaires. La première de ces deux formes est bien probablement primitive pour les *Tracheata* et nous ne pouvons admettre avec P. Mayer que le nombre quatre serait typique pour les vaisseaux Malpighiens du Protentomon (1). L'embryologie et la métamorphologie (*Tineola biselliella*) établissent la haute portée morphologique du tronc basilaire des vaisseaux Malpighiens; il est fort probable que, chez les autres insectes, qui ne possèdent que deux troncs basilaires, ces derniers ont la même valeur que chez les Lépidoptères.

Si la chenille de la *Tineola biselliella* ne possédait que deux vaisseaux urinaires comme l'insecte adulte, l'on serait autorisé à admettre qu'il ne s'agit ici que d'un simple arrêt de développement. Et, en fait, les Lépidoptères montrent de nombreux exemples, dans divers appareils, d'arrêts de développement. C'est ainsi que j'ai pu établir l'existence, chez ces animaux, de quatre types distincts, en ce qui concerne la constitution de la glande sexuelle mâle: le type définitif, celui de la chrysalide, celui de la chenille, et celui de l'embryon (2). L'insecte adulte de *Pygæra anachoreta* (type de la chenille) conserve, par exemple, les deux testicules que les autres Lépidoptères ne montrent que pendant le stade chenille. Les espèces du genre *Lycæna* (type de la chrysalide) possèdent un testicule pourvu d'un étranglement comme nous en trouvons un, chez d'autres Lépidoptères, aux premiers jours de la phase chrysalide. Enfin *Hepialus humuli* (type embryonnaire) possède deux testicules composés chacun de quatre follicules libres, ce que M. Bessels avait trouvé chez les embryons de quelques Lépidoptères.

Nous savons, au contraire, que la chenille de la *Tineola biselliella* possède six vaisseaux Malpighiens bien développés; les vaisseaux urinaires de l'insecte adulte ne peuvent donc pas être considérés comme étant le résultat d'un arrêt de développement. Nous savons en outre que les vaisseaux urinaires de la Teigne adulte ne sont que des troncs basilaires excessivement allongés. Donc, dans la phase chrysalide, la partie de l'appareil urinaire développée à la fin de la période embryonnaire s'atrophie; par contre les troncs basilaires, qui ont pris naissance aux premiers jours de l'évolution embryonnaire, lorsque l'intestin postérieur (Enddarm) était encore séparé de l'intestin moyen (Mitteldarm) continuent à s'allonger. Il en résulte que, chez le Lépidoptère adulte, reparait la forme de l'appareil qui était caractéristique des ancêtres éloignés des Insectes. C'est pourquoi nous sommes en droit de donner au type de l'appareil que nous trouvons chez la *Tineola biselliella* adulte le nom de forme *atavique.*

---

(1) Jenaische Zeitschr. Bd. X. p. 142.
(2) Voyez Zoologischer Anzeiger, 1884.

On entend sous le nom d'*atavisme* la réapparition, chez une forme animale, d'une particularité d'organisation ou d'un ensemble de caractères propres à un ancêtre éloigné de cette forme. Dans la plupart des cas d'atavisme connus aujourd'hui ce phénomène porte le caractère d'une anomalie plus ou moins fortuite, mais qui est intéressante en ce qu'elle peut fournir des indications sur la lignée ancestrale des organismes qui la présentent.

Les manifestations de l'atavisme ne présentent aucune régularité; elles apparaissent sans aucune périodicité. L'on pourrait se refuser à reconnaître dans le fait que nous avons signalé chez la *Tineola biselliella* un phénomène d'atavisme. Cependant il nous semble que le caractère essentiel de l'atavisme réside non pas dans la circonstance que le phénomène est accidentel, mais avant tout dans le fait du retour au type ancestral. En tous cas le phénomène que nous révèle l'histoire de la *Tineola biselliella* doit être rapporté à une catégorie spéciale de phénomènes d'atavisme; je propose de leur donner le nom d'*atavisme périodique.* Cette forme de l'atavisme a les caractères suivants : le développement individuel progresse jusqu'à un certain point, s'arrête, puis recule et conduit enfin à la formation d'un organe définitif, rappelant dans ses caractères, les particularités distinctives du même organe chez des ancêtres éloignés.

La manière de voir que nous avons développée ci-dessus n'a été, que nous sachions, formulée par personne. Il y a néanmoins des faits connus depuis longtemps que je considère comme des phénomènes d'atavisme périodique. Tels sont, par exemple, l'oviscapte et l'aiguillon de quelques insectes. Nous savons que l'embryon des insectes porte des appendices non seulement à tous les segments de la tête et du thorax, mais aussi aux segments abdominaux.

Ces *pieds abdominaux* disparaissent, à un certain moment du développement; mais quelques paires de ces appendices renaissent dans les phases ultérieures de la vie individuelle et sont employées, d'après Dewitz et Kraepelin, à la construction de l'aiguillon et de l'oviscapte. Nous observons donc dans le cours du développement la disparition des rudiments d'organes propres aux ancêtres éloignés des insectes et leur réapparition secondaire. C'est là un cas indubitable d'atavisme périodique.

La théorie de l'atavisme seule pourra nous expliquer un jour la réapparition secondaire des pieds abdominaux chez les insectes. L'opinion d'après laquelle les parties constitutives de l'oviscapte et de l'aiguillon seraient homologues des pieds abdominaux, devient plus acceptable à l'aide de notre théorie. Jusqu'à présent cette homologie n'était pas solidement établie et M. Claus a eu parfaitement raison en écrivant : " die Gleichwerthigkeit dieser zur Begattungs-und Legeapparaten verwendeten Anhänge mit den Gliedmassen ist keineswegs erweisen (1). „

Le développement de quelques Crustacés, comme *Squilla* et *Sergestes,* chez lesquels quelques extrémités disparaissent et reparaissent de nouveau, nous présente un autre exemple d'atavisme périodique, qui est peut être moins instructif, mais qui appartient sans aucun doute à la même catégorie de phénomènes.

Il est nécessaire d'ajouter que Charles Vogt, l'illustre

---

(1) Grundzüge der Zoologie. 4 Auflage. Bd. 1, S. 690.

auteur de la théorie de l'atavisme, attribuait à ce phénomène des limites un peu plus étendues que celles qu'on lui assigne généralement aujourd'hui : aux yeux de la plupart des morphologistes actuels le nom d'atavisme ne serait applicable qu'à une catégorie spéciale d'anomalies. Vogt admettait deux genres d'atavisme : l'atavisme normal et l'atavisme accidentel. Il cite comme exemples d'atavisme normal les faits de métagénése, caractérisés en ce que certaines particularités héréditaires, restées cachées, ne se manifestent qu'au bout d'une série de générations. Les autres exemples choisis par Vogt ne sont pas fort bien choisis. Il cite, comme exemple d'atavisme normal, le fait de la ressemblance des dents de lait du cheval d'aujourd'hui avec les dents définitives du cheval fossile. Si nous considérons ce fait comme un exemple d'atavisme, nous devons apprécier de la même manière tous les caractères qui apparaissent transitoirement dans le cours du développement : il faudrait mettre sur le compte de l'atavisme la présence des arcs branchiaux chez l'embryon des mammifères, l'apparition des organes segmentaires chez l'embryon du requin, etc. Or, à nos yeux, ces phénomènes ne sont que des manifestations particulières du fait général connu sous le nom de loi biogénétique. Il ne peut être question d'atavisme quand les organes apparaissent pour disparaître presque sans laisser aucune trace; ce qui distingue l'atavisme, c'est que l'organisme adulte conserve quelques traits distinctifs de ses ancêtres éloignés; les particularités d'organisation dites ataviques sont autant de documents pouvant servir à éclairer la phylogénie.

Notre *atavisme périodique* se manifeste régulièrement, aussi bien que l'atavisme normal de Vogt, à une certaine période du développement individuel; mais il *est caractérisé par une sorte de métamorphose régressive* : l'organe qui a atteint un certain degré de développement se réduit à zéro ou à un degré inférieur; puis un autre organe apparaît à sa place, qui porte des caractères archaïques, mais qui peut être modifié en raison de sa fonction (l'oviscapte, l'aiguillon).

J'en reviens, après cette digression, à l'objet principal de mon travail : je finis en caractérisant les trois types que l'on rencontre dans l'appareil urinaire des Lépidoptères :

1° *Le type normal* : six vaisseaux Malpighiens, aboutissant à l'intestin par deux troncs basilaires. (La plupart des Lépidoptères).

2° Le type *atavique* ou *embryonnaire* : Deux vaisseaux Malpighiens simples. *Tineola biselliella, Tinea pellionella, Blabophanes rusticella.*

3° *Le type anormal,* deux arbres composées de vaisseaux urinaires. *Galleria mellonella.*

J'ai déjà développé plus haut les raisons qui m'empêchent d'admettre, chez les Lépidoptères dont l'anatomie est à présent connue, une forme à 4 vaisseaux de Malpighi; j'ai dit aussi pour quelles raisons je considère les formes semblables à celle de la *Tinea misella* comme de simples variations du type normal.

EXPLICATION DES FIGURES.

Fig. 1. L'estomac (*a*), l'intestin (*b*) et les vaisseaux Malpighiens (*c*) de la *Tineola biselliella.*

Fig. 2. Le tube alimentaire et les vaisseaux urinaires de la *Tineola biselliella* au bout du second jour de la phase chrysalide. *a.* l'estomac, *b.* l'intestin, *cc.* les troncs basilaires; *dd* les restes de la partie ramifiée de l'appareil urinaire de la chenille, qui se détruit par histiolyse; *ee.* les restes des glandes séricigènes qui succombent aussi par histiolyse; *ff.* les morceaux du corps adipeux devenus noirs par l'action de l'acide osmique.

Fig. 3. Un morceau du vaisseau urinaire pendant l'histiolyse. *aa.* les noyaux des cellules.

Fig. 4. Le tube alim ntaire et l'appareil urinaire de la *Galleria mellonella. a.* l'estomac, *b.* l'intestin, *c.c.cc.* les arbres des vaisseaux Malpighiens, dont l'un est dessiné tout entier, l'autre en partie.

Fig. 5. L'arbre des vaisseaux Malpighiens d'une chrysalide de la *Galleria mellonella*; la ramification n'est pas encore aussi compliquée que chez l'insecte adulte; *a.* le commencement de l'arbre, correspondant au tronc basilaire; *b.* les sécrétions urinaires.

Fig. 6. L'appareil urinaire de *Galleria mellonella* au troisième jour de la phase chrysalide, *a.* l'estomac, *b.* l'intestin, *c.* les bourgeons qui donneront naissance aux ramifications de l'appareil urinaire de l'imago, *d.* le corps adipeux.

Fig. 7. Une partie d'un vaisseau urinaire du *Macroglossa fuciformis.*

Fig. 8. *Setinia irrorella, a.* l'estomac, *b.* l'intestin, *c.* la vessie urinaire, *dd.* les vaisseaux Malpighiens.

Fig. 9. *Tinea misella, a.* l'estomac, *b.* l'intestin, *c.* le tronc basilaire, *d.* le tronc secondaire excessivement allongé, *ffff.* les petits rameaux terminaux que je considère comme étant des vaisseaux urinaires indépendants.

Fig. 10. *Pleurota bicostella.* La signification des lettres est la même que dans la figure précédente.

Étude sur le développement des Araignées,

PAR

WLADIMIR SCHIMKEWITSCH.

(PLANCHES XVIII, XIX, XX, XXI, XXII, XXIII).

INTRODUCTION.

Aujourd'hui que de nombreux travaux ont permis d'établir les principales lois de l'évolution embryonnaire des Arthropodes, on doit rejeter à priori comme étant bien certainement erronées plusieurs observations ayant trait au développement des Aranéides. Ainsi, il n'est plus possible d'admettre que, chez les animaux de ce groupe, l'ébauche du cœur consiste en un cordon cellulaire solide, comme le veulent Salensky et Balfour; l'on ne peut d'avantage croire avec Ludwig, à la délamination, des éléments cellulaires de l'œuf; car il faudrait admettre pour cela l'apparition spontanée de noyaux dans les cellules vitellines, c'est-à-dire dans l'endoderme.

L'on ne peut non plus, à l'exemple de Claparède et de Balbiani, comparer le *cumulus* primitif à l'organe dorsal des crustacés; en effet, comme cela résulte des recherches de Salensky et de Balfour, le *cumulus* se trouve sur la face ventrale de l'embryon. Guidé par ces considérations, j'ai tâché, dans la mesure de mes forces, de faire disparaître ce qu'il y a de vague et d'incertain dans nos connaissances sur le développement des Araignées, et de rapprocher ce développement de celui des autres Arthropodes.

La littérature se rapportant à la question n'est pas très riche. Certains travaux ne présentent plus qu'une valeur purement historique. Tels sont ceux de Degeer (1), de Rathke (2, 3) et de Wittich (4, 5). C'est seulement avec les recherches de Herold (6) que commence l'étude exacte des changements de la forme extérieure de l'embryon. En 1862 parurent les recherches de Claparède (7). Elles firent faire un si grand pas à la question que les travaux ultérieurs n'ont ajouté que des détails d'intérêt secondaire aux faits reconnus par l'éminent zoologiste de Genève.

Je ferai remarquer qu'aucun auteur n'a réussi à détacher l'embryon du vitellus et à faire des préparations de l'embryon isolé. Toutes les observations sur la forme extérieure ont été faites à la lumière oblique ou sur des œufs plongés dans l'huile. C'est un mode très défectueux; on explique ainsi comment, chez d'excellents observateurs, on rencontre des descriptions tout-à-fait inexactes.

J'ai traité les œufs d'Agelène par l'acide chromique à 10 °/₀ pendant 24 heures; le rudiment embryonnaire se détache en blanc sur la masse vitelline qui devient verdâtre, et le contour de l'embryon apparait alors avec une grande netteté.

Claparède et Salensky (8), les premiers, s'occupent de la question du rapport des divers systèmes d'organes avec les feuillets embryonnaires; mais, conformément aux théories qui avaient cours alors, ils considèrent l'embryon des Araignées comme diblastique.

---

(1) Degeer. *Abhandlung zur Geschichte der Insecten.* Nürenberg, 1783.

(2) Rathke. *Burdach's Physiologie, als Erfahrungswissenschaft,* 1837.

(3) Idem. *Entwickelungsgeschichte der Lycosa saccata.* Froriep's n. Notizen, 1842, t. XXIV.

(4) Wittich. *Observationes quaedam de Aranearum ex ovo evolutione,* 1845.

(5) Idem. *Ueber die Entstehung des Arachnideneies.* Müller's Archiv. 1849.

(6) Herold. *De generatione Aranearum in ovo.* Marburg, 1829.

(7) Claparède. *Recherches sur l'évolution des Araignées,* 1862.

(8) Salensky. *Développement des Aranéides.* Kiew, 1871; voir aussi Hoffmann und Schwalbe's Jahresbericht, 1878.

Barrois (1) s'est servi le premier de la méthode des coupes; mais de nombreuses inexactitudes dans les descriptions de cet auteur prouvent qu'il n'a pas réussi à découvrir un réactif convenable pour durcir ses embryons. C'est à Balfour (2) que cette méthode a donné les meilleurs résultats. Comme celles de Claparède, les recherches du célèbre embryologiste anglais font époque dans l'histoire de nos connaissances relatives au développement des Araignées.

La segmentation de l'œuf des Araignées fut d'abord étudiée par Balbiani (3); mais une grande partie des faits avancés par lui est niée par Ludwig (4). Sabatier (5), à son tour, met en doute l'exactitude des observations de l'auteur allemand. On le voit, la question de la formation des feuillets embryonnaires est loin d'être tranchée.

Quelques détails relatifs au développement sont décrits dans les travaux de Plateau (6) et de Cronenberg (7).

J'ai traité les œufs de mes Araignées de diverses façons :

1/ Par le liquide de Kleinenberg, additionné d'une égale quantité d'eau. Après un séjour de 2-3 heures, les œufs sont transportés dans l'alcool à 70°, où ils restent pendant 12 heures, puis dans l'alcool à 93°. (Pour les premiers stades de développement de l'*Epeira diadema* et les stades moyens de *Lycosa saccata*).

---

(1) Barrois. *Sur le développement des Araignées.* Journal de l'anat. et de la physiol. 1878.

(2) Balfour. *Notes on the developm. of the Araneina.* Stud. from the morphol. Laborat. in the Univers. of Cambrige, 1880.

(3) Balbiani. *Mémoire sur le développement des Aranéides.* Ann. des sciences nat. t. XVIII, 1873.

(4) Ludwig. *Ueber Bildung des Blastoderms bei den Spinnen.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 26, 1876.

(5) Sabatier. *Formation du blastoderme chez les Aranéides.* Comptes rendus de l'Ac. de Paris, 1881.

(6) F. Plateau. *Observations sur l'Argyronète aquatique.* Ann. des sc. nat. 1866. t. VII.

(7) Cronenberg. *Ueber die Mundtheile der Arachniden.* Archiv. f. Naturg. 46ter Jahrg. 1880.

2/ Par l'acide chromique à 5 °/₀ pendant 24 heures, puis par l'alcool à 93 degrés. (Pour les premiers stades de *Pholcus phalangioides*).

3/ Par la même méthode, mais après l'action préalable de l'eau bouillante. (Pour les premiers stades du développement de *Tegenaria domestica* et les derniers stades du développement de la *Lycosa saccata*).

4/ Par le bichromate de potasse à 2 °/₀ ou par la liqueur de Müller, pendant quelques jours; alcool à 93 degrés. (Pour les stades moyens du *Pholcus phalangioides*).

Pour la confection des coupes, les objets, après coloration, ont été enrobés dans le savon de glycérine ou dans la paraffine. Comme agents colorants, j'ai employé le carmin ammoniacal, le carmin boracique, le carmin aluné, l'hématoxyline; les coupes ont ensuite été montées dans le baume de Canada.

Ces recherches ont été faites au laboratoire du Musée Zoologique de l'Université de Moscou. Qu'il me soit permis de remercier le chef du laboratoire, A. G. Bogdanoff des conseils et des indications qu'il ma donnés pendant la durée de mon travail.

Nishny-Nowgorod 12, XII, 85.

CHAPITRE I.

ENVELOPPES DE L'OEUF; CONSTITUTION DE L'OEUF PONDU; PHÉNOMÈNES DE LA SEGMENTATION; FORMATION DU MÉSODERME.

Ludwig et Balbiani ont démontré que l'enveloppe de l'œuf des Araignées peut être dissociée, sous l'influence de l'action de l'acide acétique, en deux couches : la couche interne correspond à la membrane vitelline des autres Arthropodes et est dûe à une sécrétion de l'œuf même; la couche superficielle correspond au chorion des autres Arthropodes. J'ai constaté que, chez le *Pholcus*, les petits follicules ovariques sont pourvus d'une couche de cellules épithéliales, comme l'affirment Wittich et Lubbock (1) et qu'on peut attribuer à ces cellules un rôle dans la genèse du deutoplasme. Mais, dans les follicules plus développés, les cellules épithéliales ne sont plus visibles que dans les pédoncules. Il est donc difficile de considérer le chorion comme un produit de sécrétion de ces cellules, et il est bien plus probable qu'il représente une production des parois des oviductes. Les deux enveloppes sont tout-à-fait homogènes. Si l'on traite l'œuf pondu par une solution concentrée d'acide picrique, qui provoque le retrait des enveloppes, on observe facilement que les granules vitellins passent à travers ces enveloppes. Cette circonstance met hors de doute l'existance, dans les enveloppes ovulaires, de pores étroits, que je n'ai pu cependant observer directement.

Le chorion est tapissé, à l'extérieur, par une couche de corpuscules réfringents, solubles dans les alcools, comme le décrit Balbiani. D'après Sabatier, ces corpuscules sont disposés en un réseau, mais Ludwig leur attribue une autre disposition, et j'ai pu constater que c'est la vraie. Cette disposition rappelle celle des cellules par lesquelles ces corpuscules sont sécrétés. Les corpuscules qui correspondent aux faces internes des cellules sont plus rapprochés du chorion, tandis que les corpuscules qui correspondent aux limites cellulaires sont un peu éloignés de ce dernier. Ludwig suppose que ces corpuscules sont un produit de sécrétion de la couche épithéliale des oviductes, dans laquelle aucun auteur n'a pu voir de limites cellulaires, et qui consiste en une masse protoplasmique renfermant des noyaux. Ludwig admet l'existence, dans la couche épithéliale des oviductes, de territoires cellulaires bien délimités. En réalité, la division de la couche épithéliale des oviductes en territoires cellulaires n'existe pas et les corpuscules sont, en grande partie, une production des cellules épithéliales d'un organe spécial, que j'ai nommé l'utérus. Les limites des cellules épithéliales de la paroi utérine sont bien marquées, et la cavité utérine est remplie de corpuscules réfringents. L'œuf, pendant son passage à travers l'utérus, remplit toute la cavité de cet organe et s'enveloppe d'une couche de corpuscules. Le dessin résultant de la disposition de ces corpuscules donne l'impression des cellules épithéliales utérines elles mêmes. Comme les orifices externes des réceptacles des Araignées servent à recevoir le sperme, les orifices internes, par lesquels les réceptacles s'ouvrent dans le vagin, servent à féconder les œufs pendant leur passage à travers ce conduit.

---

(1) Lubbock. *On the generative organs and on the formation of the Egg in the Annulosa.* Philos. Trans. v. *CLI,* 1862.

Schimkewitsch. *Étude sur l'anatomie de l'Epeïre.* Ann. de Sc. Nat. 1884.

En même temps, la glande impaire qui s'ouvre sur la paroi antérieure du vagin produit un liquide, lequel sert à agglutiner les œufs en cocons. Les glandes tubuliformes de l'Epéire, qui n'existent pas chez les mâles, servent à filer les cocons. Des glandes semblables sont décrites par Mitrophanoff (1) chez les femelles de l'Argyronète aquatique.

Quant à la constitution de l'œut pondu des Araignées, il existe, dans la littérature zoologique, deux opinions contradictoires. D'après l'une (Claparède, Salensky, Barrois, Ludwig), l'œuf est formé une masse protoplasmatique, dans laquelle sont englobés des granules vitellins; d'après l'autre (Balbiani, Sabatier), la masse vitelline serait divisée en deux couches, l'une centrale, l'autre périphérique; la dernière seulement serait plastique ou formative. D'après Balbiani la vésicule embryogène ou le “ Dotterkern „ des auteurs allemands, se trouverait logée dans cette dernière couche, jouerait un rôle des plus importants pendant la segmentation et persisterait jusqu'à l'éclosion de la Tégénaire. Dans la couche centrale est placé la vésicule de Purkinje, qui disparaît sans laisser de trace avant la segmentation. Il est à remarquer que Ludwig admet lui aussi la disparition de la vésicule de Purkinje. Mes propres observations m'ont démontré :

---

(1) *Sur l'Anat. de l'Argyronète aquatique.* Mém. de la Soc. Impér. des amis des Sc. Nat. t. XXXVII, 1re édit.

1/ Que la subdivision de la masse plasmatique de l'œuf en deux couches n'existe point, quoique, sous l'enveloppe vitelline, on observe facilement une accumulation périphérique de protoplasme, déja remarquée par Claparède et par Barrois;

2/ Que le " Dotterkern „ ne se rencontre jamais dans l'œuf pondu. Je crois que la signification de cette formation a été suffisamment discutée par Schütz (1) pour qu'il soit inutile de revenir sur ce point.

3/ Que la vésicule germinative ne disparaît pas.

J'ai eu la chance de rencontrer un œuf non segmenté du *Pholcus phalangioides* (pl. XX, fig. 8); dans son intérieur, j'ai observé un amas protoplasmique à contour irrégulier, placé un peu excentriquement et contenant la vésicule germinative; sa chromatine est disséminée et on ne constate pas la présence d'une tache germinative (2). D'après moi, l'œuf des Araignées peut être avantageusement comparé à une Noctiluque. La couche plasmatique pariétale de la Noctiluque correspond à la couche sous-jacente à la membrane vitelline de l'œuf; le plasma périnucléaire de la Noctiluque doit être comparé au plasma central de l'œuf, entourant la vésicule germinative; les rayons plasmatiques, qui s'étendent du plasme périnucléaire au plasme pariétal, sont comparables au réseau plasmatique de l'œuf, dans les mailles duquel sont logés les granules vitellins.

Salensky décrit, chez la Clubione, trois formes de globules vitellins :

1/ Des granules à contenu homogène;

2/ Des granules qui contiennent des corpuscules arrondis réfringents;

---

(1) SCHÜTZ. *Ueber den Dotterkern, dessen Entstehung, Structur, Vorkommen und Bedeutung*, 1882.

(2) Les œufs des Araignées, alors qu'ils sont encore dans l'ovaire, possèdent une vésicule germinative avec un nucléole montrant une cavité dans son intérieur

3/ Des granules à contenu finement granuleux.

Les globules de la 1re forme se transforment, d'après Salensky, en ceux de la 2me forme et ces derniers en globules de la 3me forme; aux dépens de ceux ci se développent les cellules blastodermiques. Je n'ai jamais rencontré, chez les genres que j'ai eu l'occasion d'étudier (*Epeira, Tegenaria, Pholcus, Lycosa*), de globules de la 2me forme. Ceux de la 3me forme ne se rencontrent que dans les œufs segmentés et représentent les amas protoplasmatiques des segments. Dans ces globules, on peut facilement observer des noyaux clairs. Ainsi tous les globules vitellins des œufs des Araignées sont uniformément homogènes et ne diffèrent entre eux que par leur grandeur relative. Mais dans l'œuf du *Pholcus phalangioides*, traité par l'acide chromique, les globules vitellins présentent des formes diverses (pl. XX, fig. 8) :

1/ Les uns, après coloration par l'hématoxyline, restent homogènes;

2/ Les autres deviennent granuleux;

3/ Les troisièmes renferment de nombreuses vacuoles; ces derniers se trouvent en abondance autour de l'amas plasmique central.

Par conséquent, il faut admettre que les globules vitellins subissent une modification chimique sous l'influence de l'amas protoplasmatique central, et qu'ils deviennent capables de donner naissance à des vacuoles sous l'influence de l'acide chromique.

En ce qui concerne la segmentation des œufs des Araignées, il y a deux opinions en présence : Claparède, Balbiani et Sabatier la comparent à la segmentation superficielle, tandis que Ludwig la regarde comme une segmentation totale.

Balbiani et Sabatier (1) affirment que la couche superficielle se divise, indépendamment de la masse vitelline de l'œuf, en champs polygonaux, nommés champs germinatifs par le premier auteur. Puis, sous la couche superficielle, apparaissent des noyaux, entourés de protoplasme granuleux. Comme les champs germinatifs sont beaucoup plus nombreux que ces noyaux ils se soudent et se fusionnent de manière à former, autour de chaque noyau, un territoire cellulaire bien circonscrit. Ainsi se forment des cellules blastodermiques.

---

(1) La communication de Sabatier, bien que postérieure de cinq années aux recherches de Ludwig, est, à mon sens, en retard sur ces dernières.

D'après Sabatier, les globules vitellins, sous l'influence de l'activité des amas granuleux entourant les noyaux, se disposent, autour de ces derniers, sous forme d'étoiles ou de rosettes.

Alors commence la division des noyaux et des amas granuleux qui les entourent; cette division provoque celle des rosettes vitellines. Enfin les rosettes cessent d'être distinctes et les amas plasmatiques forment des cellules blastodermiques. Cet auteur compare l'œuf des Araignées à un œuf méroblastique à plusieurs cicatricules.

Nous avons vu qu'il n'existe pas de couche superficielle indépendante; il est fort probable que Balbiani à pris les dessins formés par les corpuscules, superposés au chorion, pour les champs polygonaux de la couche superficielle. Comme le remarque Ludwig, aucun auteur français n'explique l'apparition des noyaux sous la couche superficielle. Aujourd'hui nous pouvons nier à priori l'apparition spontanée de cellules et de noyaux. Ni Balbiani, ni Sabatier ne signalent l'existence de noyaux dans le vitellus; Barrois et Balfour ont fait connaître l'existence de semblables noyaux.

D'après Ludwig, l'œuf du *Philodromus limbatus* renferme, dans son intérieur, un amas protoplasmique, dans lequel, après la disparition de la vésicule germinative, se forme le noyau de segmentation. Les granules vitellins se disposent radiairement autour de cette masse et se groupent en colonnes (Deutoplasmasäulen). De là résulte la formation d'une rosette. La division du noyau et de l'amas qui l'entoure, en 2, puis en 4, 8, 16... provoque la division de la rosette vitelline. Dans les premieres phases de la segmentation, les amas périnucléaires se trouvent à l'intérieur des rosettes vitellines; mais, pendant la durée de la segmentation, ils se portent vers l'extérieur. Les rosette prennent une forme pyramidale et, de chaque pyramide, se détache un amas protoplasmatique avec noyau, donnant ainsi naissance à une cellule blastodermique.

Nous avons vu que la vésicule germinative ne disparaît pas. Les noyaux des segments doivent être regardés comme les descendants de cette vésicule. Si tous les éléments cellulaires se séparent du vitellus, comment faut-il expliquer l'apparition des noyaux endodermiques?

J'ai observé la segmentation de l'œuf chez la Tégénaire domestique. Je n'ai pas vu la phase de la division en deux, mais bien la phase transitoire entre celle-ci et la division en quatre segments, puis les divisions en huit et en seize segments. Comme le décrit Ludwig, pendant ces stades, les segments, vus de l'extérieur, présentent la forme de rosettes; les sphérules vitellines sont disposées en colonnes; mais elles ne se soudent jamais entre elles, et restent bien délimitées. Les sphérules périphériques et internes restent arrondies, tandis que, sur le reste du trajet de la colonne, elles s'allongent dans le sens de l'axe longitudinal de cette dernière.

La confection de coupes d'œufs d'Araignées en voie de segmentation présente de sérieuses difficultés; en effet, si, dans ces conditions, on débarasse l'œuf de ses enveloppes, les segments s'isolent et l'œuf subit en même temps une certaine compression. J'ai réussi à faire des coupes d'œufs de Tégénaire présentant la division en 8 et en 16 segments (pl. XVIII, fig. 11). Dans ces stades, les segments qui affectent la forme de rosettes, présentent, sur les coupes, une forme pyramidale. Leurs extrémités internes font saillie à l'intérieur de la cavité de segmentation (*sc*). Cette cavité, placée un peu excentriquement, a été observée par Ludwig, mais niée par Sabatier. Aux extrémités internes des pyramides, correspondent des amas protoplasmiques granuleux, à contour irrégulier et munis de noyaux. Ces amas ne sont séparés de la cavité centrale que par une rangée de globules vitellins arrondis. Les globules vitellins des pyramides sont disposés en colonnes qui s'étendent de l'extrémité interne vers la surface.

La division des amas protoplasmiques nucléés provoque la division des pyramides vitellines, lesquelles deviennent plus étroites et plus allongées; mais, quoiqu'en dise Ludwig, les amas protoplasmiques restent toujours situés à leurs extrémités internes ou centrales (pl. XXIII, fig. 6).

Lorsque la segmentation est achevée, on compte, sur une coupe passant par le centre de l'œuf, jusqu'à quarante pyramides chez la Tégénaire et l'Epéire, tandis que, chez la Lycose, elles sont peu nombreuses.

Alors l'amas protoplasmique de chacune des pyramides augmente et devient polynucléaire (pl. XX, fig. 9). Les extrémités internes des pyramide se résolvent en sphérules vitellines qui remplissent la cavité de la segmentation. Chez la Lycose, la destruction des pyramides a lieu un peu plus tard, comme nous le verrons plus loin.

Pendant cette phase, les amas protoplasmiques et leurs noyaux sont le siège de modifications remarquables. Elles se constatent très difficilement; mais, si l'on traite par l'ammoniaque la coupe d'unœuf conservé dans le liquide de Kleinenberg, et qu'on la colore ensuite par le carmin-boracique, on distingue facilement, dans les pyramides, de nombreux amas protoplasmiques fortement colorés et renfermant des corps arrondis dont une mince couche périphérique est seule colorée, et qui ressemblent à des noyaux vides (pl. XX, fig. 10, 9). Ces noyaux présentent une ressemblance frappante avec ceux de la cicatricule du *Petromyzon*, que j'ai eu l'occasion d'observer sur les préparations du Prof. Owsjanikow. Chez les Myriapodes, à en juger par les figures 19 et 22 de M. Zograff(1), les amas plasmiques de l'œuf segmenté se colorent d'une manière très intense; chez les insectes, d'après les figures 4 et 6 de la planche I de M. Tichomiroff(2) ces amas sont pourvus d'un corpuscule réfringent qui ne se colore jamais. D'après moi,

---

(1) *Le développement du Geophilus ferrugineus*. Mém. de la soc. Imper. des amis des Sc. Nat. t. XLIII. 1^re^ édit.

(2) *Le développement du Bombyx mori*. Ibidem, t. XXXII. 4^me^ édit.

il faut admettre que la chromatine de ces noyaux se mêle au plasma ambiant, et qu'à cette phase, les noyaux sont simplement représentés par la substance achromatique. Cette diffusion du contenu nucléaire peut être observée, chez le *Petromyzon*, sur les préparations du Prof. Owsjanikow. Il est probable que les noyaux des premiers segments de l'œuf des oiseaux subissent une modification semblable; du moins, ils ne sont pas visibles pendant les premiers stades de la segmentation.

Il ne peut y avoir aucun doute sur la transformation de ces amas protoplasmiques en cellules blastodermiques; les dernières présentent d'abord le même aspect : leur plasma se colore d'une façon très intense et leurs noyaux ne se colorent pas (pl. XX, fig. 10). Vues de face, elles présentent la forme d'étoiles. Les cellules blastodermiques se séparent-elles de l'extrémité périphérique des pyramides ou bien émigrent-elles de l'intérieur de l'œuf, à travers les intervalles des pyramides, comme cela est prouvé, pour *Gammarus locusta* par MM. Edouard Van Beneden et Bessels (1868), par M. Edouard Van Beneden pour *Asselus aquaticus* (1869) pour *Geophilus*, par M. Zograff? Je suis porté à croire que la question doit être résolue dans le premier sens. En effet, les cellules blastodermiques occupent toujours le milieu de la face externe des pyramides; on ne voit jamais d'amas protoplasmiques entre les pyramides; enfin, chez la Lycose, les cellules blastodermiques se séparent avant la destruction des extrémités internes des pyramides, alors que la cavité de segmentation n'est pas encore remplie par les globules vitellins.

Il existe, entre la segmentation des Araignées et celle du *Geophilus*, des rapports analogues à ceux que l'on constate entre la segmentation du *Palaemon* (1) et celle de l'*Astacus* (2). Chez ces deux crustacés, la partie protoplasmatique de l'œuf est située en dehors de la partie deutoplasmatique. Chez le

---

(1) Bobretzky. *Étude sur l'embryologie des Arthropodes*. Kiew, 1873.

(2) Schimkewitsch. *Einige Bemerkung. üb. die Entwickelungsgeschichte des Flusskrebses*. Zool. Anz. VIII, Jahrg. N° 193, 1885.

Palaemon, la division de la partie protoplasmatique provoque immédiatement la division de la partie deutoplasmatique. Chez l'*Astacus*, la segmentation débute par la partie protoplasmatique, et ce n'est que quand la division de cette partie est achevée, que la partie deutoplasmatique se divise d'emblée.

Chez les Araignées et chez le Géophile, la partie protoplasmatique occupe l'intérieur de l'œuf; elle siège en dedans de la partie deutoplasmatique. Chez *Geophilus*, la segmentation de cette dernière partie a lieu après la division complète de la partie protoplasmatique, comme cela s'observe chez l'*Astacus*. Chez les Araignées, comme chez le *Palaemon*, chaque division de la partie protoplasmatique provoque immédiatement la division du deutoplasme. La formation du blastoderme, chez les Araignées, est tout-à-fait comparable à celle du blastoderme de *Chelifer* (1); de part et d'autre elle est le résultat d'une délamination; mais, chez ce dernier arachnide, les cellules vitellines ou endodermiques restent uninucléaires et ne présentent pas la forme pyramidale.

La formation du mésoderme est liée, chez les Araignées, à l'apparition du cumulus primitif (Germen ou Keim de Herold). D'après Claparède, le cumulus se trouve sur le dos de l'embryon et peut être comparé à l'organe dorsal des Amphipodes.

D'après Balbiani, le cumulus, dans les premiers stades du développement, se trouve placé en avant du lobe céphalique. Cet auteur aussi compare le cumulus à l'organe dorsal des Crustacés; d'après lui, le noyau vitellin est situé sous le cumulus, dans les derniers stades du développement. Mais il résulte des recherches de Grobben sur l'organe dorsal des Crustacés, que la comparaison faite par Claparède et Balbiani est insoutenable. Salensky et Claparède regardent le cumulus comme une formation tout-à-fait provisoire qui disparait pendant les premiers stades de l'évolution. D'après ces deux auteurs, le cumulus a son siège dans la partie postérieure de la face ventrale de l'œuf. Sous le cumulus, d'après Balfour, se forment, aux dépens de l'ectoderme et de l'endoderme, les premières cellules mésodermiques.

---

(1) METSCHNIKOFF. *Entwickl. der Chelifer*. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. XXI, 1870,

Nous avons laissé l'œuf de l'Araignée au stade où le blastoderme se compose de deux couches : la couche externe du blastoderme ou l'ectoderme primaire est représenté par une seule rangée de cellules aplaties, tandis que la couche interne ou l'endoderme primaire est représenté par les cellules polynucléaires vitellines; les plus externes de ces cellules ont la forme de pyramides.

Immédiatement après l'on voit se produire presque simultanément; 1/ la destruction des pyramides vitellines; 2/ la concentration de l'ectoderme primaire ou blastoderme; 3/ la formation du mésoderme. La simultanéité de ces phénomènes est loin d'être générale : chez le *Pholcus,* par exemple, au commencement de la formation du mésoderme, les pyramides n'existent déjà plus dans le vitellus et la concentration du blastoderme est déjà terminée (pl. XX, fig. 6); chez la Lycose, au contraire, les premières cellules du mésoderme paraissent avant le commencement de la concentration du blastoderme, et en même temps commence la destruction des pyramides (pl. XX, fig. 1). L'Epéire semble appartenir au premier type; du moins j'ai observé, chez ce genre, la destruction des pyramides avant le commencement de la concentration du blastoderme et avant la formation du mésoderme (pl. XX, fig. 10). De là résultent, comme nous le verrons plus loin, deux types de formation du mésoderme.

Voici en quoi consiste la destruction des pyramides vitellines : chacune des pyramides se désagrège en cellules arrondies et polynucléaires (pl. XX, fig. 10). Par suite de la destruction continuelle ayant lieu d'un côté, et de la formation du mésoderme qui se fait aux dépens des noyaux des cellules vitellines de l'autre, au moment de la formation de l'embryon, les cellules mononucléaires abondent tandis que les cellules polynucléaires se rencontrent plus rarement. Chez l'Epéire et le *Pholcus,* ce processus de la destruction des pyramides marche du centre vers la périphérie et progresse également dans toutes les régions de l'œuf (pl. XX, fig. 10).

Il n'en est pas ainsi chez la Lycose, où ce phénomène commence au centre, mais progresse surtout rapidement du côté ventral de l'œuf, c'est-à-dire là où le mésoderme prend naissance (pl. XX, fig. 1). Sur le côté dorsal, au contraire, qui se dénude pendant la concentration du blastoderme, les pyramides existent plus longtemps (pl. XX, fig. 3).

Le phénomène de la concentration du blastoderme fut remarqué pour la première fois par Salensky; mais la dénudation du côté dorsal de l'œuf ne peut s'expliquer uniquement par une multiplication plus rapide des cellules blastodermiques du côté ventral, comme le pense cet auteur. Il me semble qu'il faut admettre une vraie migration de cellules blastodermiques d'un pôle vers le pôle opposé. Les cellules blastodermiques, aplaties, de forme étoilée et douées de mouvements amiboïdes, cheminent véritablement vers le côté ventral de l'œuf; de là il résulte que les cellules de ce côté deviennent d'abord arrondies et prennent ensuite la forme polygonale dans les vues de face, et presque cylindrique sur les coupes transversales. Ordinairement les cellules blastodermiques plus éloignées du milieu, de la face ventrale, prennent une forme arrondie, et celles qui sont plus près du côté dorsal dénudé conservent la forme d'étoiles aplaties (pl. XX, fig. 3). Je n'ai pas observé la multiplication des cellules pendant la concentration du blastoderme; On remarque parfois des cellules aplaties isolées sur l'hémisphère dorsal dénudé (pl. XX, fig. 6). Sont-ce là des cellules primitives du blastoderme, qui n'ont pas participé à la migration, ou bien sont-ce des cellules nouvellement formées, du côté dénudé, aux dépens des cellules vitellines? c'est une question que je n'ai pas réussi à élucider.

Bientôt, avant même que la formation du mésoderme soit achevée, débute un phénomène absolument opposé au précédent : le côté dorsal de l'œuf se revêt de nouveau d'un manteau cellulaire, par suite de la multiplication des cellules blastodermiques; cette multiplication a nécessairement pour conséquence l'extention en surface du rudiment blastodermique du côté dorsal. En même temps on aperçoit, sur le côté dénudé, des cellules arrondies et isolées : ces cellules descendent probablement des cellules en forme d'étoile et que nous avons signalées au stade précédent.

La formation du mésoderme se manifeste par l'apparition, sur la surface ventrale de l'œuf, d'une tache blanchâtre (1r stade); cette tache s'accroit peu à peu (2e stade), prend la forme d'un tubercule (*cumulus primitivus*) et, en avant de ce tubercule, paraît une raie blanchâtre (3e stade). Celle-ci est déjà décrite par Hérold et, selon l'heureuse comparaison de cet auteur, le rudiment mésodermique présente alors la forme d'un comète (speciem præ se ferens cometæ. Loc. cit. p. 13). Plus tard, en avant du cumulus primitif, se montre une tache blanchâtre; d'abord reliée au cumulus par la raie susdite (4e stade), elle se trouve ensuite séparée du cumulus par une dépression (5e stade). Tous ces phénomènes, qui ont pour siège la surface ventrale de l'œuf, sont soigneusement décrits par Balfour, excepté la dépression, d'abord signalée par Salensky.

Dans le premier stade, on distingue sur les coupes transversales de l'œuf de Lycose, (pl. XX, fig. 1) douze pyramides, disposées assez régulièrement; celles qui répondent au côté ventral sont plus courtes et leurs extrémités internes déjà en voie de résolution. Entre les bases de deux pyramides ventrales, on aperçoit deux cellules mésodermiques (*ms*). Dans le stade suivant (2e stade), à la place de ces deux pyramides, on distingue déjà deux cellules vitellines (pl. XX, fig. 2) et, entre elles, plusieurs cellules mésodermiques. Je ne doute nullement que les premières cellules mésodermiques ne se séparent des deux pyramides vitellines et que les deux cellules vitellines ne soient autre chose que les extrémités périphériques des pyramides.

Dans le 3e stade (en forme de comète) on voit, sur les coupes longitudinales (pl. XX, fig. 3), que les cellules mésodermiques s'entassent sous le cumulus primitif (*cp*), tandis qu'au devant de lui elles se disposent en une seule couche (*pr*).

Dans le 4^{e} stade, le mésoderme fait son apparition en avant du cumulus, dans la région de la tache blanchâtre. Chez l'Epéire, où je n'ai pas observé le commencement de la formation du mésoderme, les coupes transversales du rudiment mésodermique (pl. XX, fig. 11 et 12) prouvent qu'au-dessous du cumulus (fig. 12 *cp*), les cellules mésodermiques prennent naissance entre les cellules vitellines qui remplissent la cavité du cumulus; ce dernier représente ainsi l'endroit où a lieu la formation du mésoderme aux dépens de l'endoderme. Au contraire, les coupes transversales, faites au niveau de la tache blanchâtre, nous montrent (pl. XX, fig. 11 *pr*) qu'ici les cellules mésodermiques naissent à la fois des cellules vitellines et des cellules ectodermiques; ces dernières pénètrent dans la profondeur, s'allongent et se divisent en cellules arrondies, dont l'inférieure devient mésodermique. Les particularités du 5^{me} stade se voient très bien, chez la même Epéire, (sur la coupe longitudinale de la fig. 13, pl. XX) : l'ectoderme forme une dépression (*bl*) entre la tache blanchâtre (*pr*) et le cumulus (*cp*), d'où résulte que les deux rudiments semblent s'éloigner l'un de l'autre. Puis cette dépression ainsi que le cumulus disparaissent; jamais les bords de la dépression ne se réunissent, comme cela est admis par Salensky, et cette dépression ne joue aucun rôle important dans la formation du mésoderme.

La coupe longitudinale du rudiment mésodermique (pl. XX, fig. 4) montre ensuite deux épaississements formés de plusieurs couches de cellules : l'un d'eux (*cp*) remplace le cumulus, l'autre (*pr*) la tache blanchâtre. Le premier épaississement est plus considérable. Çà et là on aperçoit des accumulations isolées de cellules mésodermiques; celle qui remplace la dépression (*bl*) est formée d'une seule couche des cellules, probablement séparées de celles qui occupent le fond de la dépression. Enfin, quand sa formation est achevée, le mésoderme se présente, sur les coupes longitudinales (pl. XX, fig. 5), comme une ébauche continue, formée de plusieurs couches cellulaires à l'endroit où se trouvait le cumulus, (c'est-à-dire à l'endroit du futur lobe anal) et à celui où était la tache (c'est-à-dire à l'endroit du futur lobe céphalique). Mais, dans l'intervalle entre ces deux régions, le mésoderme consiste en une seule assise cellulaire, au-dessous de laquelle on aperçoit toutefois çà et là des cellules isolées; mais celles-ci paraissent s'intercaler entre les cellules mésodermiques déjà formées et ne donnent pas lieu à une multiplication des couches dans l'intervalle qui sépare les deux régions épaissies.

Les premières cellules mésodermiques, chez le *Pholcus*, apparaissent à l'intérieur de l'œuf entre les cellules vitellines et viennent se placer sous l'ectoderme (pl. XX, fig. 6). Ces cellules ont presque le double du volume de celui des cellules ectodermiques; après s'être rapprochées du blastoderme, elles se multiplient (pl. XX, fig. 7). En tenant compte de tous ces faits, j'incline à penser que, chez les formes où la concentration du blastoderme précède la formation du mésoderme, la destruction des pyramides vitellines a lieu également dans toute l'étendue de l'œuf et que les premières cellules mésodermiques se séparent des cellules vitellines internes. Chez les formes où la formation du mésoderme précède la concentration du blastoderme, la destruction des pyramides marche plus énergiquement et plus rapidement du côté ventral de l'œuf, et les premières cellules mésodermiques se séparent de deux pyramides, placées l'une près de l'autre.

Grâce aux travaux de Rabl, de Hatschek, de Kleinenberg, de Kowalewsky et d'autres, nous savons que, chez les Vers et chez les Mollusques, les cellules mésodermiques procèdent de deux cellules, dites mésoblastiques. Chez le *Balanus*, d'après Nassonoff (1), l'endoderme entier est représenté par deux cellules vitellines, donnant naissance à deux rangées de cellules mésodermiques. Chez les Araignées, l'endoderme est représenté par les nombreuses pyramides ou cellules vitellines, mais deux de ces cellules jouent le rôle de cellules mésoblastiques. Il est évident pour moi que la dépression de l'ectoderme pendant la formation du mésoderme représente un blastopore rudimentaire (1) et que le cumulus primitif, qui se trouve en arrière de cette dépression, correspond au bord postérieur du blastopore. Peut-être la saillie de ce bord est-elle produite par l'accumulation des cellules vitellines et mésodermiques sous-jacentes. La tache blanchâtre en avant du blastopore, c'est-à-dire la région de la formation du mésoderme aux dépens de l'ectoderme et de l'entoderme, représente le sillon primitif, et si l'endoderme des Araignées n'était fortement chargé de globules vitellins, les trois couches embryonnaires se confondraient tout le long du sillon primitif (2). Les deux cellules vitellines qui engendrent les premières cellules mésodermiques se trouvent placées côte à côte, et l'origine paire du mésoderme ne s'observe pas chez les Araignées. Chez les Vertébrés, les deux rudiments mésodermiques sont séparés par la corde dorsale (3). Chez les Vers, les deux cellules mésoblastiques sont séparées par la cavité archentérique. Chez les Araignées, aucun obstacle ne s'oppose à ce que les deux rudiments mésodermiques se confondent en un seul; c'est pourquoi nous voyons le mésoderme de ces Arthropodes se présenter sous la forme d'un rudiment impair (4).

---

(1) Nasonoff. *Zur embryanale Entwickelung von Balanus*. Zool. Anz. VII Jahrg, nº 187.

---

(1) KUPFFER. *Die Gastrulation der meroblastichen Eiern der Wirbelthiere.* Arch. f. Anat. und Physiol , 1884.

(2) Comp. HERTWIG. *Die Entwickl des mittleren Keimblates der Wirbelthiere* Jen. Zeit , 1883.

(3) Comp HERTWIG. Ibid

(4) GROBBEN. *Zur Entwickel. d. Moina reetirostris.* Arbeit aus dem Zool. Instit. zu Wien. (ol 11, 1879). L'auteur affirme que les Arthropodes, chez lesquels il existe des ébauches génitales doubles et symétriques, présentent aussi deux rudiments symétriques du mésoderme. Chez les Araignées, les rudiments génitaux sont pairs, mais le rudiment mésodermique est impair. Les considérations mentionnées expliquent cette différence.

CHAPITRE II.

DÉVELOPPEMENT DE LA FORME EXTÉRIEURE DE L'EMBRYON.

Les observations suivantes ont été faites sur les œufs d'une espèce indéterminée d'Agelène, mais qui est très voisine de l'*Agelena labyrinthica*.

1) Salensky et Balfour ont observé le stade où l'embryon se constitue d'un lobe céphalique, d'un lobe anal et de trois zonites. Je n'ai pas réussi à le rencontrer. Dans le stade le plus jeune qui s'est présenté à mon observation, l'embryon montrait deux lobes terminaux et cinq zonites. Le 6^{me} zonite, mandibulaire, était à peine indiqué sur le lobe céphalique (pl. XVIII, fig. 1). Il en est déjà complètement séparé dans le stade suivant (pl. XVIII, fig. 2). La formation du zonite mandibulaire aux dépens du lobe céphalique a d'abord été observée par Balbiani, puis confirmée par Balfour. Dans ce stade, le lobe anal est surmonté d'une légère saillie, considérée par Balfour comme un reste du cumulus primitif. La forme de l'œuf s'est déjà modifiée à ce stade : d'arrondie qu'elle était d'abord, elle est devenue oblongue; sur la face dorsale de l'embryon, se voit une légère excavation.

2) Balbiani a observé, chez l'Epéire, le stade à un zonite abdominal; moi-même j'ai rencontré des embryons munis de deux et de trois zonites abdominaux (pl. XVIII, fig. 2). Dans ces deux stades, les cinq zonites postérieurs du thorax portent les rudiments des appendices sous forme de tubercules situés sur le bord externe du zonite, près de leur angle postérieur; les extrémités distales de ces appendices sont dirigées en dehors. Le lobe céphalique présente, en avant, une légère échancrure qui le divise en deux moitiés. L'embryon est divisé en deux moitiés par une dépression longitudinale, située à la face ventrale. L'extrémité antérieure de cette dépression, qui atteint le milieu du lobe céphalique, est arrondie, et son

extrémité postérieure s'atténue graduellement; le dernier zonite abdominal reste indivis. Jamais le lobe anal n'atteint la dimension que Balfour représente dans la figure 4 de la planche VIII, et la largeur des zonites qui s'en séparent est toujours égale à celle du lobe anal lui-même.

3) Dans le stade suivant observé par moi, l'embryon présentait déjà six appendices thoraciques et six zonites abdominaux (fig. 3, pl. XVIII). Voici en quoi ce stade diffère du précédent : *a*) sur les bords du premier zonite, apparaissent deux tubercules, dont les extrémités distales sont dirigées en dedans; ce sont les chélicères. *b*) Les deux premières paires de pattes et les pédipalpes, dont les extrémités distales sont dirigées maintenant du côté interne, sont devenus triarticulées, tandis que les deux paires de pattes postérieures sont biarticulées. L'article terminal des pattes est le plus long; pour les maxilles ou pédipalpes, au contraire, c'est l'article basal qui l'emporte en longueur sur ses congénères. La distance comprise entre la deuxième et la troisième paire de pattes est plus grande que celles qui séparent la première de la deuxième et la troisième de la quatrième paire, particularité qui persiste chez quelques acariens. Cette particularité a fait supposer à Haller (1) que les deux paires de pattes postérieures des acariens sont des pattes abdominales. *c*) Le sillon ventral atteint le bord antérieur du lobe céphalique et le divise entièrement, tandis que les deux zonites abdominaux postérieurs ne sont pas divisés par ce sillon. Au même stade, mais un peu plus tard, apparaît la lèvre supérieure : en avant, les deux moitiés du lobe céphalique se réunissent de nouveau et, à l'endroit où cette union a lieu, apparaissent deux tubercules; les extrémités distales de ces tubercules sont dirigées en arièrre, mais leurs parties basales sont confondues (pl. XVIII, fig. 4). Plus tard encore, les tubercules consistent déjà en deux

---

(1) *Die Mundtheile und systematische Stellung der Milben.* Zool. Anz. 1881, N. 88.

appendices indépendants (pl. XVIII, fig. 5), décrits par Kronenberg, chez l'*Attus*, comme étant les antennes embryonnaires.

4) Au stade suivant (pl. XVIII, fig. 6), on observe huit zonites abdominaux; les 2^{me}, 3^{me} et 4^{me} de ces zonites portent chacun une paire d'appendices en forme de tubercules, placés au milieu de chaque moitié du zonite et non pas sur le bord externe, comme le figure Claparède. Le premier zonite abdominal, malgré l'assertion contraire de Claparède et de Balfour, ne porte jamais de pareils appendices, comme l'a démontré Salensky. La gouttière ventrale ne divise pas les deux zonites postérieurs. Toutes les pattes, de même que les maxilles ou pédipalpes sont triarticulaires, et les pattes, par suite de l'allongement du dernier article, se touchent sur la ligne médiane. L'article basal des maxilles, comme cela est décrit par Claparède et par Salensky, se divise en deux moitiés : la supérieure correspond à la partie basale des maxilles et l'inférieure au palpe. Sous la lèvre supérieure, apparaissent encore deux tubercules obliquement placés, les ébauches de la lèvre inférieure. Ces deux lèvres limitent l'enfoncement buccal (comparez le développement de la lèvre supérieure et de l'inférieure chez les insectes, d'après J. Müller, Kowalevsky, Bütschli, Zichamiroff et d'autres).

5 et 6). Les deux stades suivants ne se distinguent guère du précédent que par la structure de l'abdomen (fig. 1, pl. XIX et fig. 7, pl. XVIII). Chez les embryons de ces stades, l'extrémité supérieure du lobe céphalique est bien marquée, ce qui a fait croire à Salensky, mais à tort, que les bords du lobe céphalique se recourbent en dedans pour donner naissance au ganglion sus-œsophagien. Près du bord antérieur de chaque moitié du lobe céphalique, apparaissent deux enfoncements recourbés en arc, dont la signification a d'abord été donnée par Balfour (v. le chap. IV, sur le développement du système nerveux). Dans le premier stade, les lèvres se composent chacune de deux moitiés; dans le second stade, les moitiés de la lèvre inférieure se confondent d'abord, puis celles de la lèvre supérieure; ainsi nait le rostre de l'adulte (pl. XVIII,

fig. 8 *A, B, C*). Les chélicères se sont déplacées un peu vers le haut et il est facile de voir maintenant qu'elles sont devenues triarticulaires, rappelant ainsi les chélicères de l'embryon des Opilionides, figurées par Balbiani(1) et celles des Pycnogonides. Les maxilles restent formés de trois articles; mais pour les pattes, par suite de la division de l'article terminal, le nombre des articles s'élève jusqu'à 5. Les 2^{me}, 3^{me}, 4^{me} et 5^{me} zonites abdominaux portent chacun une paire d'appendices. On compte jusqu'à dix zonites abdominaux; dans le premier stade, le dernier zonite n'est pas encore divisé en deux moitiés par la gouttière ventrale, et le lobe anal conserve la forme arrondie, tandis que, dans le second stade, la gouttière ventrale divise tous les zonites abdominaux et le lobe anal est bilobé.

Deux processus d'une grande importance débutent pendant ces stades : 1) l'inversion de l'embryon, accompagnée de l'élargissement de la gouttière ventrale, par suite du refoulement du vitellus vers la partie ventrale de l'embryon. Dans tous les stades décrits jusqu'à présent, l'embryon présente une flexion dorsale qui, dans tous les stades suivants, (pl. XIX, fig. 2, 3) fait place à une flexion ventrale. Selon l'explication donnée par Balfour, ce processus a probablement pour cause l'accroissement énergique de la surface dorsale de l'embryon. 2) Le second processus, sur lequel Barrois le premier a attiré l'attention, consiste en ce que chaque moitié des zonites abdominaux se divise en trois parties : la partie sternale, sous laquelle se trouve le ganglion de ce zonite; la partie pleurale, qui porte dans les zonites 2, 3, 4 et 5, l'appendice embryonaire, et la partie tergale. Dans le premier stade, ce processus ne n'observe que pour les 8 zonites antérieurs de l'abdomen (fig. 7, pl. XVIII); dans le second stade, il s'étend aux dix zonites (pl. XIX, fig. 1). Jamais je n'ai vu toute la surface dorsale se diviser en zonites, comme cela est décrit et figuré par Barrois, dans le

---

(1) *Mém. sur le développ. des Phalangides.* Ann. des sc. Nat. s. V, t. XVII, 1873.

stade nommé par lui limuloïde, parce que les segments mésodermiques se confondent avant de recouvrir la surface dorsale (v. le chap. III). Quant aux lignes transversales qu'on remarque sur le dos de l'embryon dans les stades suivants, je puis confirmer l'observation de Claparède d'après laquelle leur nombre ne correspond pas à celui des zonites; d'après ce que j'ai pu observer moi-même, ces lignes ne représentent point les limites des zonites, comme le pense Barrois, mais sont l'indice des muscles en ailerons et des artères latérales du cœur qui se placent, chez tous les Arthropodes, non pas sur les limites, mais au milieu de chaque zonite. Avec ces stades, se termine la première période du développement, qui se caractérise par la multiplication du nombre des zonites et des appendices; alors commence la seconde période, caractérisée par la fusion des zonites et la diminuation du nombre des appendices.

D'après tous les observateurs, les appendices céphalothoraciques apparaissent simultanément, à l'exception des mandibules, dont l'apparition tardive à été constatée chez la plupart des Arachnides. Les appendices et les zonites abdominaux apparaissent graduellement, l'un après l'autre; cela ne peut être mis en doute en ce qui concerne les zonites; quant aux pattes abdominales, Salensky a observé un stade caractérisé par la présence de deux paires des pattes, et moi-même j'ai observé un stade où l'embryon présentait trois paires de pattes abdominales. Quoiqu'en disent Claparède et Balfour, le premier zonite abdominal ne porte jamais d'appendices et ceux-ci ne sont qu'au nombre de quatre paires (1). Comme je l'ai déjà dit, dans tous les stades suivants, l'embryon présente la flexion ventrale. Dans le stade le plus précoce de cette période que j'ai observé (fig, 2, pl. XIX), le lobe céphalique revêt la forme de celui de l'adulte et ses moitiés se soudent sur la face dorsale; toutefois, en avant, les traces de la soudure des deux moitiés reste visible très longtemps.

---

(1) Claparède décrit, chez la Clubione, six paires de pattes abdominales.

Les chélicères sont placées verticalement et couvrent la fente buccale. Leurs deux articles proximaux sont confondus avec les articles suivants, tandis que l'article distal, formant plus tard le crochet, est très nettement séparé. Les palpes maxillaires se composent toujours de trois articles, mais les pattes en comptent sept. Sur l'abdomen, on ne distingue plus que deux paires d'appendices postérieurs, mais le lobe anal et les parties sternales des zonites abdominaux sont confondus en deux bandes que Claparède a nommées " les bourrelets ventraux, „ et Barrois " les bandes germinatives. „ Cette coalescence correspond à celle des ganglions abdominaux. (v. le chap. IV, fig. 8). Dans le stade suivant (fig. 3, pl. XIX), les deux paires postérieures d'appendices abdominaux disparaissent et, de face, on ne distingue qu'un petit triangle du lobe anal qui se déplace encore plus en avant. Ce triangle est décrit par Barrois, chez l'Epéire, comme une lèvre inférieure. Si, dans ce stade, on sépare le céphalotharax du reste de l'embryon, chez la Lycose (pl. XVIII, fig, 9), on voit que les bandes germinatives sont déjà soudées dans leur partie postérieure. L'extrémité postérieure de cette partie s'est transformée en quatre filières. Ainsi, les araignées dipneumones traversent le stade, pendant lequel elles ont seulement quatre filières, comme les tétrapneumones. Le reste du lobe anal se change en une plaque qui entoure l'anus chez l'adulte.

En ce qui concerne le développement du *Pholcus*, j'ai réussi à confirmer l'observation de Claparède d'après laquelle, chez cette espèce, les trois zonites postérieurs du stade représenté par cet auteur sur sa planche II, figure 12, sont réellement recourbés en avant.

Ce n'est pas tout : j'ai observé un stade (pl. XIX, fig. 4), pendant lequel tous les zonites abdominaux, situés en arrière du cinquième, sont recourbés en avant. Le nombre des zonites abdominaux chez le *Pholcus* s'élève à 11 et, plus tard, à 12 (pl. XXII, fig. 15), dont les 2^{me}, 3^{me}, 4^{me} et 5^{me} portent des appendices abdominaux. Mais, en réalité, l'embryon n'est pas replié sur lui-même, comme on pourrait le supposer, et cette courbure des zonites postérieurs en avant ne représente, en somme, que le dernier degré du processus de l'inversion de l'embryon. Chez le *Pholcus*, l'accroissement de la surface dorsale va plus loin que chez l'Agelène, d'où résulte que les zonites abdominaux du *Pholcus* (plus nombreux que ceux de l'Agelène), ne pouvant se placer sur la surface vitelline en ligne droite, doivent inévitablement former la courbure dont il s'agit.

Je me crois obligé d'indiquer certaines contradictions entre les faits exposés plus haut et ceux signalés par d'autres auteurs. Balfour a décrit, chez l'embryon de l'Agelène, des chélicères en forme de pincettes. Nous avons vu que l'article basal des mâchoires donne naissance à la partie basilaire de ces mâchoires, laquelle se trouve placée très près de l'extrémité inférieure des chélicères. Ces parties, vues de côté, peuvent être fautivement prises pour la branche externe des chélicères; c'est ce qui est arrivé à Balfour. En effet, cet auteur ne figure nulle part cette partie basilaire, si bien visible sur les dessins de Claparède et de Salensky, tandis que les chélicères en pincettes sont représentées par Balfour sur une seule figure (pl. VIII, fig. 6), qui représente un embryon de l'Agelène, vu de côté.

Le ganglion mandibulaire de Balfour n'est autre chose que l'article basal des chélicères. Ce ganglion mandibulaire, malgré son existence réelle, ne peut être aperçu à l'extérieur, et il en est de même de tous les ganglions thoraciques. Les appendices abdominaux apparaissent beaucoup plus tôt d'après les observations de Balfour que d'après les miennes. Il se peut qu'il existe, sous ce rapport, certaines différences selon les espèces observées; mais, quoiqu'il en soit, le stade représenté par Balfour, figure 5 de la planche VIII, reste pour moi tout-à-fait énigmatique : à en juger par la forme du lobe céphalique, le nombre des zonites abdominaux (neuf ou dix, la figure ne l'indique pas clairement), la présence de quatre paires d'appendices abdominaux, l'on croirait avoir à faire à un stade tardif;

mais, à en juger par les pattes inarticulées, l'absence des lèvres supérieure et inférieure, ce serait un stade précoce. En général, les figures de Balfour représentant la forme extérieure de l'embryon sont très schématisées. Claparède se trompe lorsqu'il décrit les appendices buccaux comme apparaissant sous la forme d'une " plaque épichilique „ sur laquelle naitrait l'orifice buccal. Salensky décrit un processus extrêmement compliqué d'inversion embryonnaire chez la Clubione; ce processus s'accomplit d'une façon beaucoup plus simple chez l'Agelène. Balbiani figure les premiers zonites de l'embryon de l'Epéire comme divisés en deux moitiés *ab origine;* c'est une erreur, comme l'a démontré Balfour. Barrois décrit, chez l'Epéire, un stade très intéressant " stade limuloïde „ et il compare l'accumulation *ventrale* du vitellus, chez l'embryon de l'Epeire, à " la vésicule vitelline „ des Vertébrés. (Loc. cit. p. 541). Ce stade n'existe ni chez l'Agelène, ni chez la Lycose, ni chez le *Pholcus*, et la vésicule vitelline des Vertébrés est placée, comme on sait, sur la surface *centrale*, correspondant à la surface *dorsale* des Invertébrés.

CHAPITRE III.

DÉVELOPPEMENT DES ORGANES MÉSODERMIQUES ET ENDODERMIQUES.

D'après Claparède et Salensky, l'embryon des Araignées se compose de deux feuillets embryogènes : du feuillet externe qui correspond à l'ectoderme, et du feuillet interne qui correspond au mésoderme des auteurs contemporains. Balbiani, en décrivant l'embryon composé de plusieurs zonites, s'exprime comme suit : " partout, en effet, le rudiment embryonnaire reste formé d'une seule couche de cellules blastodermiques „ (1); il ne donne aucune indication sur la formation du mésoderme.

---

(1) Loc. cit. p. 77.

D'après Barrois, le mésoderme se détache des bandes germinatives; le premier, il décrit la formation des segments mésodermiques. Aux dépens du mésoderme, selon Barrois, se développent une partie du mésentéron, les tubes de Malpighi, les organes génitaux et les glandes de la soie; les cloisons mésodermiques persistent, chez l'adulte, séparant les lobes du foie et les cæcums céphalothoraciques. Balfour a décrit très exactement la formation des segments mésodermiques du cœlome; mais, comme nous le verrons plus loin, il a eu le tort de prendre les cellules de l'endoderme secondaire pour des cellules mésodermiques.

Nous avons laissé le rudiment mésodermique alors qu'il se présente sous forme d'une couche continue, recouvrant la face ventrale de l'œuf (pl. XX, fig. 5). Les cellules mésodermiques sont disposées en plusieurs assises : *a*) à l'extrémité antérieure du rudiment où se rencontrent, dans les stades précédents, la tache blanchâtre (sillon primitif, *pr*) et, dans les stades suivants, le lobe céphalique; et *b*) à l'extrémité postérieure du rudiment où se trouve, dans les stades précédents, le cumulus primitif, (*cp*) et, dans les stades suivants, le lobe anal; sur le reste du trajet du rudiment, elles ne forment qu'une seule couche.

Dans le stade caractérisé par la présence de 6 zonites, le mésoderme est disposé de la manière suivante (pl. XXIII, fig. 1): Sous les lobes céphalique et anal, les cellules mésodermiques forment 2 à 3 assises, tandis que, sous la plupart des zonites, elles sont disposées en une seule couche. Au niveau des intervalles qui séparent les zonites, le mésoderme fait toujours défaut, et la paroi de l'embryon, dans ces intervalles, est formée par l'ectoderme seul. Ainsi le mésoderme est divisé en segments, dont le nombre correspond à celui des zonites. Mais le mésoderme du zonite mandibulaire représente un simple prolongement de celui du lobe céphalique (pl. XXIII, fig. 1, (*1m. d.*), comme le mésoderme du dernier zonite (ibid. 6) représente un simple prolongement de celui du lobe anal. Il n'est pas douteux que le mésoderme du zonite mandibulaire se détache de celui du lobe céphalique, et que le mésoderme du dernier zonite se détache de celui du lobe anal. Cette dernière relation du mésoderme du zonite postérieur avec celui du lobe anal peut être observée dans tous les stades suivants. Quoique, dans la plupart des zonites, le mésoderme soit disposé en une seule couche, dans le 4^{me} zonite on peut observer, sous la couche mésodermique, des cellules isolées (pl. XXI, fig. 10); dans le 5^{me} zonite (pl. XXI, fig. 11), de semblables cellules forment la seconde couche du mésoderme. La couche supérieure correspond à la somatopleure, la couche inférieure à la splanchnopleure.

Il serait naturel de supposer que le dédoublement du mésoderme commence au zonite antérieur et s'étend progressivement en arrière; mais, en réalité ce phénomène débute dans le 5^{me} zonite. On explique quelque peu ce fait étrange par le mode de formation des zonites antérieurs.

Ces zonites, à l'exception du mandibulaire, apparaissent, simultanément, comme l'affirment la plupart des auteurs, sur le rudiment embryonnaire; tous les zonites suivants se détachent l'un après l'autre du lobe anal. Les trois zonites antérieurs sont ceux qui ne suivent pas la règle générale du dédoublement du mésoderme. D'après Balfour, ce dédoublement s'opère, chez l'Agelène, par suite de la formation de nouvelles cellules mésodermiques aux dépens de l'endoderme. Mais, chez la plupart des genres que j'ai eu l'occasion d'étudier (*Lycosa, Pholcus, Epeira*), je n'ai pas vu cette prétendue formation, et je suis porté à croire que la seconde couche du mésoderme se forme par une division des cellules de la première couche, comme cela est démontré pour les Annélides. Il est très probable que, chez l'Agelène, les cellules de l'endoderme secondaire apparaissent à des stades plus précoces que chez la Lycose et le *Pholcus*, et que ces cellules ont été considérées à tort par Balfour comme des cellules mésodermiques. Il suffit pour s'en convaincre de jeter un coup d'œil sur la figure 12, planche IX de cet auteur.

Dans le stade à 9 zonites (comp. pl. XVIII, fig. 2), le mésoderme est disposé comme suit : chez l'embryon de la *Lycosa saccata*, dans la partie postérieure du lobe céphalique et dans les 8 zonites antérieurs, le mésoderme est divisé en deux moitiés par un sillon longitudinal. Dans les zonites thoraciques et les zonites abdominaux antérieurs, les deux couches du mésoderme se séparent, donnant ainsi naissance à la cavité cœlomique (pl. XXI, fig. 7, pl. XIX, fig. 6) qui se prolonge dans l'appendice du même zonite. Le mésoderme des zonites thoraciques commence à s'accroître au niveau des appendices, le long des côtés du corps de l'embryon, vers la face dorsale, mais, dans cette partie, les deux couches mésodermiques sont si rapprochées l'une de l'autre, que la cavité cœlomique n'existe que potentiellement. Dans le stade à 12 zonites (comp. fig. 6, de la pl. XVIII), le mésoderme offre la disposition suivante : dans le lobe céphalique, ce feuillet est tout-à-fait divisé en deux moitiés et présente deux cavités cœlomiques, comme le décrit Balfour. Dans les zonites thoraciques, la cavité cœlomique donne naissance à trois prolongements : l'un d'eux se dirige dans l'appendice dont il atteint l'extrémité distale; l'autre s'étend le long du côté du corps de l'embryon vers le dos et le troisième, plus court, gagne la face ventrale; mais il n'arrive pas encore, par son extrémité inférieure, jusqu'au bord externe du rudiment nerveux. Les cavités cœlomiques de tous les zonites thoraciques sont confondues entre elles, et la cavité du dernier zonite thoracique est confondue avec celle du 1^er^ zonite abdominal; mais les cavités des autres zonites abdominaux sont jusqu'ici séparées (pl. XXI, fig. 8). Dans les stades précédents, on voit quelques cellules mésodermiques se détacher et tomber dans les cavités cœlomiques et dans la cavité limitée par l'ectoderme et l'endoderme, c'est-à-dire dans la cavité de segmentation. Les cellules des cloisons mésodermiques subissent le même sort, lorsque les cavités cœlomiques se confondent entre elles (pl. XXI, fig, 7 et fig. 9 *cs*). Ces cellules mésodermiques libres sont représentées par Balfour sur sa figure 18, planche IX. Comme je les ai rencontrées dans les cavités de l'embryon plus développé, et aussi dans la cavité du cœur, je pense qu'elles donnent naissance à des corpuscules sanguins.

Dans le cours du même stade, on observe la formation de l'endoderme secondaire (pl. XXI, fig. 9 *se*). Ses cellules sont sphériques et leur protoplasme, qui ne se colore que très faiblement après l'action de l'acide chromique, présente un aspect ridé. On n'observe pas d'enveloppe cellulaire ce qui est dû probablement à l'existence d'une couche périphérique, un peu plus dense que le plasma central. Ces cellules se développent aux dépens de l'endoderme primaire ou des cellules vitellines. Les amas protoplasmiques nucléés que renferme le vitellus s'arrondissent, se détachent des cellules vitellines et forment celles de l'endoderme secondaire. Ces cellules se rencontrent dans la cavité du mésentéron et aussi dans les cavités cœlomiques (pl. XXI, fig. 8). Dans l'abdomen de la Lycose, elles remplissent exclusivement les cavités cœlomiques (pl. XXI, fig. 8). Il est hors de doute que ces cellules émigrent dans la cavité cœlomique au travers de la couche splanchnique du mésoderme. Balfour les figure, dans les stades suivants, sur la face dorsale de l'embryon de l'Agelène (v. sa fig. 18, pl. X); mais il les considère comme des cellules mésodermiques, et suppose que la partie dorsale des segments mésodermiques se forme à leurs dépens, alors qu'en réalité cette partie est un simple prolongement du mésoderme ventral, comme cela est démontré pour les Annélides. Ces cellules, comme nous le verrons plus loin, donnent naissance à des corpuscules sanguins, à la couche péritonéale et au tissu adipeux, et peuvent être comparées aux cellules du mésenchyme des animaux inférieurs.

Chez les espèces des genres *Simulia* et *Chironomus* (Metschnikoff, Weismann), une partie des cellules vitellines reste en dehors de la cavité du mésentéron et forme, plus tard, les corpuscules sanguins et le tissu adipeux. Chez le *Bombyx mori* (Tichomiroff) et chez les Myriapodes, le tissu adipeux se développe aux dépens de l'endoderme secondaire, et, chez le *Geophilus* (Zograff) a lieu une migration des cellules de l'endoderme secondaire au travers de la couche splanchnique du mésoderme dans le cœlome. Balfour (1) suppose que le mésoderme secondaire, décrit par Reichenbach (2) chez l'*Astacus*, n'est autre chose que l'endoderme secondaire. En se basant sur quelques figures de Grobben, on peut supposer que les " Fettzellen „ de la *Moina* se développent aux dépens des noyaux vitellins.

Pendant la formation du cœur, les cellules de l'endoderme secondaire pénètrent dans la cavité cardiaque (pl. XIX, fig. 6) et je les ai rencontrées dans la cavité du cœur de l'embryon presque complètement développé (pl. XXI, fig. 2, *cs*). Il n'est pas douteux qu'une partie de ces cellules se transforme en corpuscules sanguins. J'ai démontré (3), chez les Araignées adultes, l'existence de corpuscules sanguins de deux formes bien différentes. Il est probable que l'une d'elles est d'origine mésodermique, l'autre d'origine endodermique. Chez les vertébrés, Hoffmann (4) a démontré le développement des cellules sanguines aux dépens de l'endoderme; mais, d'autre part, le développement des globules sanguins, aux dépens du mésoderme, chez les animaux du même type est bien connu (Ranvier). Chez les Tuniciers (5), le mésoderme et l'endoderme de la partie caudale se transforment en même temps en corpuscules sanguins.

Lorsque tous les zonites abdominaux sont confondus (comp. pl. XIX, fig. 2, 3), le mésoderme revêt la forme de deux plaques, formées par la soudure de tous les segments mésodermiques (pl. XIX, fig. 6, pl. XXIII, fig. 2). Les plaques mésodermiques (Mesodermplatten des auteurs allemands) sont très rapprochées de la ligne médiane dans le céphalothorax; mais, dans l'abdomen, leur bord inférieur ne dépasse pas le tronc nerveux correspondant (pl. XIX, fig. 6) et

---

(1) *Handbuch der vergleichenden Embryologie.*

(2) *Die Embryonalanlage u. die erste Entwickelung d. Flusskrebses.* Z. f. w. Zool. Bd. XXIX 1877.

(3) V. ma notice dans la Zoologie Médicale du Prof. Bogdanoff, p. 1040.

(4) *Beitr. zur Entwickl. der Reptilien.* Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 40, 1884.

(5) SEELIGER. *Die Entwickl. der socialen Ascidien.* Jen. Zeit. XVIII, Bd. 14, 1884.

l'ectoderme seul forme la paroi ventrale de l'embryon. Sur la face dorsale de l'embryon, les bords de la lame somatique se rapprochent de la ligne médiane bien plus tôt que ceux de la lame splanchnique, et les parties du mésoderme qui unissent ces deux lames et qui correspondent au mésentère dorsal des Annélides, donnent naissance à une cavité s'ouvrant, par une large ouverture, dans la cavité du mésentéron, et remplie de cellules vitellines. Les cellules mésodermiques entourant cette cavité, qui représente la cavité du cœur et des aortes postérieure et antérieure, prennent la forme cylindrique. Quant aux cavités cœlomiques du lobe céphalique, elles sont confondues entre elles et avec les cavités du zonite mandibulaire, pendant le stade représenté figure 1 de la planche XIX (pl. XXI, fig. 4 et 5). Enfin a lieu la soudure des plaques mésodermiques sur la ligne médiane de la face ventrale (pl. XXIII, fig. 2); mais, dans l'abdomen, près de la ligne médiane, on observe deux épaississements mésodermiques, mentionnés par Barrois (pl. XXII, fig. 5, *msd*). Aux dépens de ces épaississements, se développent les grands muscles longitudinaux de l'abdomen. D'après moi, ces épaississements sont comparables aux “ Muskelplatten „ ventrales des Annélides; seulement chez ces dernières, les épaississements en question sont moins développés et plus éloignés de la ligne médiane. Chez le *Pholcus*, le nombre des zonites abdominaux s'élève jusqu'à 12. Les coupes longitudinales d'embryons appartenant au stade représenté figure 4 de la planche XIX, nous démontrent (fig. 15, pl. XXII) que, dans le stade caractérisé par la présence de 11 zonites, le cœlome est déjà formé dans les 6^{me}, 7^{me} et 8^{me} segments mésodermiques et que les cavités du 6^{me} et du 7^{me} segment sont déjà confondues. Tous les segments postérieurs sont encore privés des cavités cœlomiques et le mésoderme des 11^{me} et 12^{me} zonites constitue un simple prolongement de celui du lobe anal. Le 12^{me} et dernier zonite est en voie de formation et indiqué par un faible épaississement de l'ectoderme et du mésoderme. Dans le stade suivant (pl. XXII, fig. 16), les cavités cœlomiques des 6^{me}, 7^{me}, 8^{me}, 9^{me} et 10^{me} zonites sont déjà confondues; mais celles du 11^{me} et du 12^{me} zonites sont encore séparées. Le lobe anal ne possède pas de cavité cœlomique. Ces coupes nous démontrent aussi que les zonites postérieurs de l'abdomen du *Pholcus* (c'est-à-dire la partie postabdominale) ne sont pas repliés sur les zonites antérieurs, comme l'aspect extérieur de l'embryon le ferait supposer (pl. XIX, fig. 4). Tous les zonites postabdominaux se juxtaposent immédiatement au vitellus, et seul le lobe anal en est séparé par une dépression de l'ectoderme. La cavité du lobe anal est occupée par des cellules vitellines (v. chap. II).

Aux dépens de la lame somatique, se développent les organes suivants : 1) toute la musculature du corps, excepté celle du mésentéron, si elle existe (1); 2) la lame aponévrotique du céphalothorax; 3) le tissu conjonctif sous-cutané; les membranes propres de l'intestin antérieur et de l'intestin postérieur, celles des trachées, des glandes et d'une partie des conduits génitaux, c'est-à-dire de tous les organes qui se développent par invagination de l'ectoderme; 4) le sarcolemme et le nevrilemme.

Aux dépens de la lame splanchnique se développent les organes suivants :

1) La membrane propre de l'intestin médian;
2) Les organes génitaux;
3) Le péricarde et les veines pulmonaires.

Aux dépens du mésentère dorsal se développent :

1) Le cœur;
2) Les artères latérales;
3) L'appareil de soutien du cœur (Befestigungsapparat).

Aux dépens des cloisons se développent des corpuscules sanguins.

Claparède, Salensky et Balfour affirment que le cœur des

---

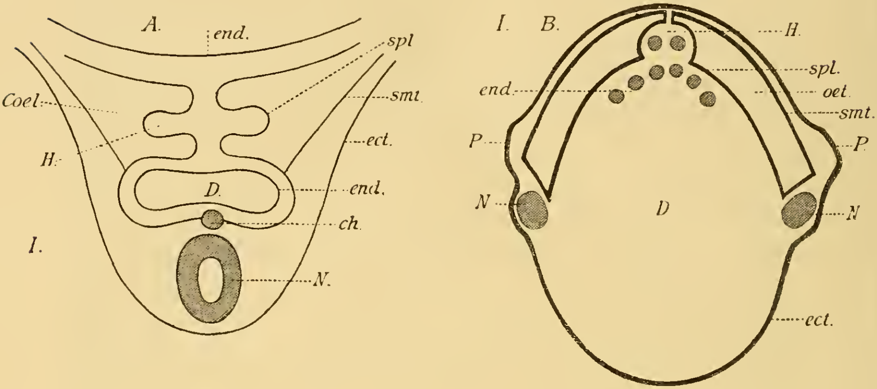
(1) Plateau (Bull. de l'Acad. de Belgique, t. XLIV, 1877) dit qu'il a vu, sur la membrane propre de l'intestin médian, quelques stries, qu'il considère comme des fibres musculaires. Je n'ai pas vu cette striation chez l'Epéire.

Araignées se développe sous forme d'un cordon mésodermique compacte. D'après les deux derniers auteurs, les cellules centrales du cordon se transforment en corpuscules sanguins et les cellules périphériques forment la paroi cardiaque. En effet, la cavité du cœur est parfois litteralement remplie par des cellules de l'endoderme secondaire, et le cœur peut être pris par erreur pour un cordon solide. Mais les autres indications des auteurs ne concordent pas avec les faits anatomiques. Salensky décrit le développement de deux paires de veines pulmonaires et de valvules cardiaques, alors que les Araignées ne possèdent qu'une seule paire de veines pulmonaires et que leur cœur est privé de valvules. Balfour décrit le développement de plusieurs paires de veines et la délamination de la paroi cardiaque en deux couches : musculaire et épithéliale; mais le cœur des Araignées, ainsi que je l'ai démontré, est privé de couche épithéliale et tapissé, à sa face interne, comme celui des Insectes, par une tunique homogène. Nous avons vu que le cœur et les aortes postérieure et antérieure des Araignées se développent aux dépens d'une partie du mésoderme qui correspond au mésentère dorsal des Annélides. Les aortes se ferment un peu plus tôt (pl. XXIII, fig. 2 et 3), tandis que la cavité cardiaque reste quelque temps en communication avec celle du mésentéron. Lorsque les bords de la couche splanchnique se rapprochent de la ligne médiane, la cavité cardiaque se sépare de celle du mésentéron; mais une liaison persiste entre la paroi du cœur et les deux feuillets du mésoderme.

Les cellules du mésentère aux dépens dequelles cette liaison a lieu se transforment en les faisceaux contractiles supérieurs et inférieurs, qui soutiennent le cœur et qui sont comparables au " Befestigungsapparat „ des Insectes, décrit par Graber. La position du vaisseau dorsal, chez les Annélides (1), nous démontre que sa paroi est aussi formée par le mésentère. Le développement du cœur chez le *Pristiurus*, d'après Balfour (1), nous permet de supposer que la partie du mésoderme, aux dépens de laquelle se développe le cœur des poissons, correspond aussi au mésentère ventral (resp. dorsal) (2).

---

(1) Salensky. *Etudes sur le développement des Annélides*. Arch. de Biol. III et IV, 1882, 1883.



1. *Deux figures schématiques, représentant le développement du cœur;* A. *chez les Mammifères;* B. *chez les Araignées;* ect. *ectoderme;* end. *endoderme;* smt. *et* spl. *couche somatique et couche splanchnique du mésoderme;* cœl. *cavité cœlomique;* H. *cavité cardiaque;* D. *cavité intestinale;* N. *système nerveux;* ch. *corde dosale;* P. *appendices abdominaux.*

La liaison de la paroi cardiaque aux deux feuillets mésodermiques s'observe chez les Insectes (Tichomiroff) et chez les Vertébrés. D'un autre côté, Ayers (3) et Korotneff (4) ont

---

(1) BALFOUR. *A Monograph. of the developpement of Elamobranch Fisches* 1878.

(2) SCHIMKEWITSGH. *Ueber die Identität der Herzbildung bei den Wirbel und Wirbellosen Thiere.* Zool. Anz. VIII, nº 186. Idem. *Noch Etwas über die Identität der Herzbildung bei den Metazoen*, Ibidem VIII. nº 198.

(3) AYERS. *On the development of Œcanthus niveus.* Mém. of the Boston Soc. vol. III, N. VIII. 1884.

(4) KOROTNEFF. *Die Embryologie der Gryllotalpa.* Z. f. W. Z. XXXXVI, 1885.

constaté que le cœur des Insectes se forme d'une manière semblable à celle que j'ai décrite pour les Araignées. Nous trouvons le même mode de formation du cœur chez les Mammifères (v. fig. I, *A*); mais chez ces animaux les deux moitiés cardiaques, avant de se rapprocher et de se fusionner sur la ligne médiane, prennent la forme de deux tubes adjacents et le cœur présente, dès l'origine, deux cavités séparées. Le même mode de développement du cœur a été observé chez les Crustacés par Claus (1); toutefois, chez les Phyllopodes, les deux moitiés du mésoderme se rapprochent sur la ligne médiane avant que les segments mésodermiques se soudent entre eux, et le cœur est divisé, dès l'origine, en plusieurs chambres, dont le nombre correspond à celui des segments mésodermiques qui prennent part à la formation du cœur. Le mode de formation du cœur chez les oiseaux offre une modification de celui que l'on a observé chez les Mammifères : les bords des plaques mésodermiques, au lieu de former deux diverticules creux longitudinaux, présentent deux épaississements, dans lesquels apparaissent, par délamination, deux cavités.

Le mode de développement du cœur chez les Myriapodes, d'après Metschnikoff et Zograff, peut être ramené à celui que Claus a observé chez les Phyllopodes. Les bords dorsaux des segments mésodermiques se rappochent de la ligne médiane, avant que les segments mêmes se soudent entre eux; mais, au lieu de former deux enfoncements creux, ces bords présentent, dans chaque segment, deux épaississements à l'intérieur desquels se forment, par délamination, deux cavités, comme chez les oiseaux. Chez les derniers, les cavités restent séparées chez l'adulte, tandis que, chez les Myriapodes, elles se confondent dans le cours de la vie embryonnaire.

---

(3) CLAUS. *Zur Kenntniss d. Baues und d. Entwicklung von Branchipus stagnalis u. Apus cancriformis.* Abhandl. d. Königl. Geselsch. d. Wissensch. *Göttingen* XVIII, 1873.

Ziegler (1) a soutenu que le cœur des Mollusques se forme entre les parois de deux vésicules symétriques, nommées par lui péricardiques (Pericardialblasen); et Grobben (2) a démontré l'homologie des cavités péricardiques des Mollusques et de la cavité cœlomique des autres Métazoaires. C'est pourquoi la formation du cœur des Mollusques est identique à celle des autres Métazoaires.

Il résulte des faits que nous venons de mentionner :

1) *Que la paroi du cœur,* comme cela se voit dans les animaux chez lesquels le mode de formation du cœur n'est pas modifié, *est formée par deux lames mésodermiques qui correspondent au mésentère dorsal des Annélides ;*

2) *Que la cavité du cœur, chez tous les Métazoaires, répond à la cavité de segmentation*, comme l'affirme Bütschli (3).

La paroi du cœur des Araignées se partage en deux couches (pl. XXII, fig. 7 et pl. XXI, fig. 2); la superficielle représente la tunique externe conjonctive, et l'interne la musculaire. Cette dernière couche est décrite à tort, par Balfour, comme épithéliale. Hoffmann (4) a démontré que la couche endotheliale du cœur des Vertébrés se développe aux dépens de l'endoderme. Chez les Annélides, la cavité cardiaque renferme un organe énigmatique, d'origine endodermique, d'après Kennel. Chez les Insectes et les Araignées, les cellules endodermiques tombent dans la cavité cardiaque, et deviennent des corpuscules sanguins. Il résulte de ce qui précède que *la paroi cardiaque des Arthropodes correspond simplement au myocarde des Vertébrés.*

Les artères latérales naissent, chez les Araignées, sous forme d'excroissances de la paroi cardiaque (pl. XXII, fig. 7, *B*).

---

(1) *Die Entwickl. von Cyclas cornea.* Z. f. W. Z. Bd. 41, 1885.

(2) *Morphol. Studien über Cephalopoden.* Arbeit. a. d. Zool. Instit. zu Wien T. V. 42, 1883.

(3) *Ueb. eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefässapparates eines Theils der Metazoen.* Morphol. Jahrb. 8 Bd.

(4) Z. f. W. Z. XL Bd. 1884.

Les aortes postérieure et antérieure consistent en un simple prolongement du cœur même. Dans les stades suivants, le cœur se trouve placé au fond d'une dépression de la paroi supérieure de l'intestin médian. La couche splanchnique de cette partie de l'intestin médian se divise bientôt en deux lamelles, dont l'externe se juxtapose au cœur, commence à s'accroître le long des parois latérales du cœur et forme enfin une enveloppe autour de lui. Cette enveloppe représente le péricarde (pl. XXI, fig. 2, pl. XXII, fig, 7, *A*). Comme le cœur est primitivement placé dans la cavité cœlomique, la cavité du péricarde n'est qu'un reste de cette dernière; mais la lacune entourant le péricarde et limitée par deux couches du feuillet splanchnique du mésoderme représente une cavité d'ordre tertiaire (1). *Ainsi la cavité péricardique des Araignées, comme celle des Mollusques et des Vertébrés est un reste de la cavité cœlomique.*

Les veines pulmonaires sont deux diverticules de la paroi péricardique; elles se dirigent en avant, puis, se recourbant en bas, passent près de la paroi antéro-latérale de l'abdomen et atteignent la lacune pulmonaire. Après la formation du péricarde, la couche somatique donne naissance aux prolongements qui se dirigent vers le cœur (pl. XXII, fig. 7, *m. al*). Ces prolongements atteignent la paroi péricardique et donnent naissance à des muscles aliformes (2).

J'ai démontré que la couche homogène sous-cutanée (innere cuticula de M. Graber) se continue et se confond, aux points d'insertion des muscles au tégument, avec le sarcolemme des faisceaux musculaires qui est une formation conjonctive, et avec l'enveloppe de l'œil, dans laquelle on observe des noyaux. C'est pourquoi je pense que cette couche du tégument doit être considérée comme étant de nature conjonctive. En effet, chez l'embryon, la prétendue cuticule interne et le sarcolemme des muscles, avec lequel elle se confond, sont pourvus de noyaux (pl. XXII, fig. 17). Dans l'abdomen, où existe une couche musculaire sous-cutanée, le feuillet somatique se partage en deux lames, dont l'externe forme la couche conjonctive et l'interne la musculaire sous-cutanée.

---

(1) Si la cavité cœlomique est une cavité du corps secondaire (secundäre Leibeshöhle).

(2) Chez l'Araignée adulte, les muscles en ailes confondent les fibrilles de leur extrémité périphérique avec celles du sac musculaire sous-cutané.

Les glandes, l'œsophage, le rectum et tous les organes qui se développent par invagination de l'ectoderme entraînent avec eux, au moment de leur genèse, la couche somatique sous-jacente qui forme la membrane propre de ces organes. Dans l'œsophage, le rectum et la glande venimeuse, cette couche se divise en deux lamelles, dont l'externe forme la musculature de ces organes, tandis que l'interne devient leur membrane propre.

Quand le feuillet splanchnique du mésoderme forme des replis qui s'enfoncent dans la cavité de l'intestin médian et la divisent en plusieurs lobes, la couche somatique émet des prolongements qui pénètrent à l'intérieur de ces replis et représentent les muscles futurs (pl. XXII, fig. 9). Dans le céphalothorax, les extrémités internes de ces prolongements se rencontrent au-dessus de la masse nerveuse; leurs cellules terminales commencent à se multiplier et forment la lame aponévrotique (pl. XXII, fig. 10). La lame aponévrotique de l'embryon nous permet de distinguer, dans son épaisseur, plusieurs rangées de noyaux; elles correspondent aux prolongements des muscles qui s'attachent à la lame. Chez l'adulte, ces rangées de noyaux se transforment en faisceaux tendineux et conservent leur direction primitive. Chez les jeunes Epéires, on distingue, entre les faisceaux tendineux, des amas protoplasmiques nucléés et parfois une division en territoires cellulaires. Des cellules mésodermiques qui forment la lame aponévrotique, les unes se transforment en faisceaux tendineux, tandis que les autres conservent leur forme cellulaire ou constituent des amas protoplasmiques. La lame aponévrotique du céphalothorax, considérée par les auteurs comme une sorte de squelette interne, représente un tendon mésodermique, comparable aux tendons des Vertébrés, et ses cellules peuvent être comparées à celles décrites par Ranvier dans ces organes.

Les cloisons des segments mésodermiques ne persistent pas chez l'adulte, comme le décrit Barrois, et la couche splanchnique du mésoderme forme de nouveau des replis à l'intérieur de l'intestin médian pour le diviser en lobes (pl. XXIII, fig. 3, *pl*). Les diverticules du feuillet interne du mésoderme présentent la disposition suivante : 1) quatre paires de replis latéraux divisent la partie céphalothoracique de l'intestin médian en cinq paires de cæcums latéraux (pl. XXII, fig. 10). 2) Deux replis longitudinaux partent de la face ventrale de l'intestin abdominal et séparent un diverticulum impair qui s'ouvre dans la partie antérieure de l'intestin médian (fig. II, 1).

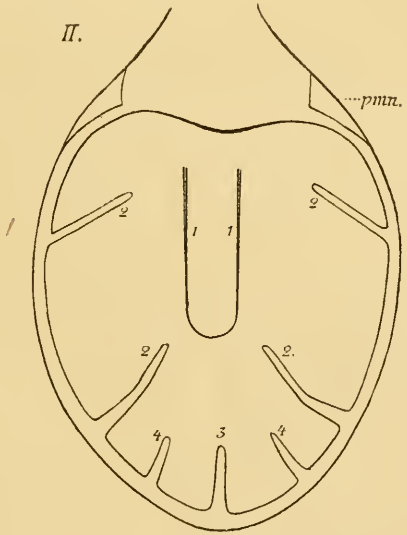


Fig. II. — *Figure schématique, représentant la division du mésentéron abdominal en lobes;* pm. *poumons;* 1-4 *plis de la couche splanchnique, qui s'enfoncent dans l'intérieur du mésentéron.*

3) Deux paires de replis latéraux partagent l'intestin médian en deux paires de lobes latéraux (fig. II, 2) et en un lobe impair postérieur. 4) Un repli médian dorsal divise ce dernier lobe en deux (fig. II, 3). 5) Une paire de replis latéraux, qui se forme plus tard que les autres, partage chacun des deux lobes postérieurs en deux (fig. II, 4). Puis se forment de nombreux replis secondaires, qui divisent les lobes abdominaux en petits follicules.

Tous ces diverticules n'arrivent pas jusqu'à l'axe longitudinal de l'embryon, et la partie centrale du mésentéron, qui reste indivise, représente l'intestin proprement dit.

La formation de la couche épithéliale de l'intestin proprement dit est décrite par Balfour, et je ne puis que confirmer les observations de l'embryologiste anglais.

En effet, la formation de la couche épithéliale commence dans la partie postérieure de l'intestin et, de là, s'étend de plus en plus en avant. Les amas protoplasmiques nucléés des cellules vitellines adjacentes à la membrane propre de l'intestin se détachent des cellules mêmes, prennent la forme arrondie, se juxtaposent à la membrane propre et forment les cellules épithéliales. Mais, dans les diverticules de l'intestin médian, la couche épithéliale se développe d'une autre manière. Les cellules vitellines se juxtaposent à la membrane propre; les unes deviennent caliciformes et leurs granules vitellins se transforment en corpuscules hépatiques (pl. XXI, fig. 6, *ch.*); les autres perdent les granules vitellins et prennent une forme hémisphérique; elles sont plus petites, leur substance claire est chargée de petits granules transparents (pl. XXI, fig. 6, *fc*). Les granules vitellins abandonnés par ces cellules se dissolvent dans le liquide qui remplit la cavité du diverticulum. Les premières cellules sont les cellules hépatiques, les secondes représentent les cellules à ferment (Fermentzellen) encore appelées cellules pancréatiques.

Chez l'embryon, avant l'éclosion, les cellules de l'endoderme secondaire se rencontrent en abondance dans tous les espaces compris entre les organes du céphalothorax, espaces qui, chez l'adulte, sont remplis par des cellules adipeuses (pl. XXI. fig. 1 *ca*, et pl. XXII, fig. 14, *ca*). Ces dernières ont une forme sphérique et leur protoplasme se colore très faiblement par le carmin et l'hématoxyline, comme cela s'observe pour les cellules de l'endoderme secondaire. Les cellules adipeuses se développent, sans aucun doute, aux dépens de l'endoderme secondaire. Comme, chez l'adulte, les cellules adipeuses sont souvent en voie de division et en même temps on trouve entre elles des corpuscules sanguins; il est donc très probable que le rôle essentiel du tissu adipeux est un rôle hématopoiétique. On peut admettre que les cellules adipeuses, chez l'adulte, se divisent pour former les corpuscules sanguins. Les cellules de l'endoderme secondaire se rencontrent aussi dans les espaces compris entre les organes de l'abdomen (pl. XXII, fig. 6, 13) et forment une couche péritonéale qui enveloppe les organes digestifs et génitaux.

A l'intérieur des deux plis longitudinaux de la couche splanchnique du mésoderme qui séparent le cœcum impair de l'intestin médian, on observe des épaississements ovalaires symétriques de ce feuillet (pl. XIX, fig. 7, *gen.*). Ces épaississements consistent en deux cordons compactes, dont les cellules périphériques forment une membrane enveloppante. Leurs extrémités antérieures (pl. XXII, fig. 13, *g.*) sont recourbées vers la face ventrale de l'embryon. Ces épaississements représentent les ébauches des organes génitaux qui se développent, comme ceux des Vertébrés, aux dépens de la couche splanchnique du mésoderme. Leurs extrémités recourbées représentent les oviductes ou les vaisseaux déférents. Les Araignées, au moment de l'éclosion, sont privées d'orifices génitaux. D'après une communication que m'a faite Wagner, qui a étudié l'évolution postembryonaire des Araignées, l'orifice génital externe et la partie impaire des conduits génitaux se développe, après plusieurs mues, par invagination de l'ectoderme. Ainsi la partie mésodermique des conduits génitaux correspond aux " primäre Ausführungsgänge „ de

Schneider chez les Insectes (1), et la partie ectodermique au " Herold'sche gang „ des Insectes lequel, d'après Nussbaum (2) se développe aux dépens de l'ectoderme.

CHAPITRE IV.

DÉVELOPPEMENT DES ORGANES ECTODERMIQUES.

Aux dépens de l'ectoderme se développent les organes suivants :

1) La couche chitineuse et la couche chitinogène du tégument.

2) La couche épithéliale et la tunique interne de toutes les glandes.

3) La couche épithéliale et la tunique interne des trachées et des poumons.

4) La couche épithéliale et la tunique interne de l'œsophage du rectum, de la poche stercorale et des vaisseaux de Malpighi.

5) Le système nerveux et les yeux.

La cuticule embryonnaire des Araignées est pourvue d'épaississements linéaires, mais privée de poils; ceux-ci se développent aux dépens de grandes cellules ectodermiques, dites trichogènes. Dans les derniers stades du développement, on peut observer que plusieurs cellules de la couche chitinogène augmentent de volume, prennent la forme sphérique et se placent en dessous de la couche chitinogène (pl. XVIII, fig. 10, *A*). Ces cellules renferment un noyau très volumineux et à contour peu net. Les cellules voisines de la couche chitinogène forment, au dessus de cette dernière, une sorte de voûte et exhaussent un peu la cuticule embryonnaire.

---

(1) Schneider. *Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insecten.* Zool. Beiträge, Bd. I, nº 3, 1885, p. 263.

(2) Nussbaum. *Zur Entwicklungsgesch. der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten.* Zool. Anz. 1882.

naire. Quand la cellule trichogène est placée immédiatement au-dessous de la couche chitineuse (pl. XVIII, fig. 10, *B*), ses limites sont bien nettes; les cellules voisines s'allongent, prennent la forme sémi-lunaire et enveloppent la cellule trichogène en guise de cellules de revêtement. Bien que je n'aie pu observer toutes les phases du développement du poil, je suis convaincu que le poil est le produit d'une seule cellule. comme l'a décrit Tichomiroff pour les poils du *Bombyx mori*.

Nous avons vu que la lame aponévrotique du céphalothorax est une formation mésodermique. Les tendons des Arthropodes représentent un prolongement chitinisé du sarcolemme, comme Reichert l'a démontré pour l'écrevisse, Landois pour la puce du chien, Leydig pour l'*Ixodes*, et comme moi-même je l'ai constaté pour l'Epéire. Mais l'ectoderme aussi prend part à la formation des tendons. Chez l'embryon des Araignées, les cellules de la couche chitinogène, au point d'attache d'un muscle au tégument, sont très allongées et pourvues de noyaux oblongs, presque cylindriques (pl. XXII, fig. 17). Chez l'Araignée adulte, la couche chitinogène est réduite, à ces niveaux, à une très faible lamelle, ordinairement pigmentée, tandis que le sorcolemme correspondant à l'extrémité par laquelle le muscle s'attache au tégument est chitinisé. Il est probable que la chitinisation de l'extrémité tendineuse du muscle est produite par les cellules chitinogènes qui diminuent de volume pendant ce processus.

Dans l'abdomen des Araignées, sur le trajet des grands muscles longitudinaux, se trouvent deux tendons, tout-à-fait isolés du tégument. Comme les coupes longitudinales de l'embryon de la *Lycosa saccata* le démontrent, il existe une liaison provisoire entre ces tendons et la couche chitinogène de la face ventrale de l'abdomen (pl. XXII, fig. 11). Les cellules de cette couche, situées sous le tendon antérieur (*T 1*), s'allongent et affleurent au tendon. Sous le tendon postérieur (*T 2*), on aperçoit un repli ectodermique (*enf 2*), qui s'enfonce dans l'abdomen et se juxtapose au tendon par son extrémité interne.

Il est évident que nous avons sous les yeux des organes spéciaux, qui ont pour but de produire la chitinisation des tendons. Il existe, dans les chélicères des Araignées, un tendon énorme, d'où part un système de muscles fléchisseurs du crochet à venin. Chez l'embryon de la Lycose, l'ectoderme de l'extrémité distale des chélicères forme une prolifération compacte (pl. XXII, fig. 14, *td*) dont les cellules périphériques sont disposées en une couche épithéliforme et servent à l'attache des fibres musculaires. Dans ce dernier cas, une partie du tendon est d'origine ectodermique. Ainsi, chez les Arthropodes, on comprend sous le nom de tendon, des formations bien différentes.

La lame aponévrotique du céphalothorax est d'origine mésodermique et comparable aux tendons des Vertébrés. Quoiqu'elle résiste à l'action des acides et des alcalis, elle n'a aucune relation avec la couche chitinogène de l'embryon, et la substance à laquelle elle doit sa consistance, et qui est problablement un produit de sécrétion des cellules placées entre les faisceaux tendineux, n'est pas de nature chitineuse. Ces tendons représentent le sarcolemme chitinisé par suite de l'activité des cellules de la couche chitinogène. Les autres, dont les dimensions sont plus grandes, consistent en des cellules ectodermiques chitinisées.

La glande à venin nait, sous forme de bourgeon compact, de l'ectoderme de l'extrémité distale des mandibules (pl. XXII, fig. 14, *gl*). Avant l'éclosion, cette glande consiste en un amas de cellules ectodermiques qui occupe le tiers inférieur de la cavité mandibulaire.

Les glandes à soie (pl. XXII, fig. 8 *gl*) se forment par invagination de l'ectoderme. La lumière de l'invagination est limitée par une membrane mince, la tunique interne, qui représente le prolongement de la cuticule embryonnaire. La différence remarquable entre le développement de la glande à venin et celui des glandes à soie peut s'expliquer par la différence de structure histologique de ces glandes. La première est privée, chez l'adulte, de tunique interne et nait, sous forme de diverticule compacte; les glandes à soie sont pourvues d'une tunique interne et naissent par invagination.

Balfour a démontré que les trachées et les poumons des Araignées se forment par invagination de l'ectoderme. Je ne puis que confirmer cette observation. Chez l'embryon de la *Lycosa saccata*, avant l'éclosion, les trachées sont représentées par un tronc principal d'où partent quatre branches secondaires. Leur paroi est formée de la couche épithéliale ectodermique, tapissée par une tunique interne homogène et revêtue par une tunique externe renfermant des noyaux d'origine mésodermique (v. le chap. III). Dans ce même stade, la structure des poumons est plus intéressante (pl. XXII, fig. 1, *pm*). A. Milne-Edwards (1) et J. Mac Leod (2) s'efforcent de prouver l'homologie des poumons des Araignées avec les branchies des Limules, homologie indiquée en premier lieu par Edouard Van Beneden, à la suite de ses études sur le développement des Limules. Les poumons de l'embryon de la *Lycosa saccata* consistent en de vraies trachées disposées en faisceaux : le tronc principal (pl. XXII, fig. 1), qui s'ouvre au dehors par l'orifice stigmatique (*st*), se divise en cinq branches secondaires. La couche épithéliale de ces dernières est représentée par des cellules aplaties. Les branches secondaires, aplaties de haut en bas, plongent dans la lacune entourant les poumons, et dans les intervalles de ces branches s'observent des corpuscules sanguins. Ainsi, le poumon embryonnaire consiste en une trachée disposée en faisceau; la seule différence à noter, c'est l'absence de la tunique externe que je n'ai rencontrée, ni sur le poumon de l'embryon, ni sur celui de l'adulte.

En ce qui concerne l'évolution de l'intestin antérieur et de l'intestin postérieur, Claparède s'exprime comme suit : " Le sac vitellin qu'on observe dans l'embryon serait donc la région médiane du canal alimentaire. L'œsophage et le rectum se développeraient, en allant à la rencontre de la partie médiane, à partir de la bouche et de l'anus. „ En effet, Salensky, Balfour et Barrois s'accordent à admettre que l'intestin antérieur et l'intestin postérieur se développent par invagination de l'ectoderme. Barrois affirme qu'aux dépens de l'invagination antérieure se développent, non seulement le pharynx, l'œsophage, le suçoir, mais encore une partie du canal alimentaire faisant immédiatement suite au suçoir, c'est-à-dire la partie céphalothoracique de l'intestin médian. Cet auteur affirme aussi que les vaisseaux de Malpighi se développent aux dépens du mésoderme. D'après mes recherches, aux dépens de l'invagination antérieure, se développent simplement le pharynx, l'œsophage et l'organe de la succion.

---

(1) *Etudes sur les Xiphosoures*. Mission scientifique au Mexique, 1873, et dans les Ann. des Sc. Nat.

(2) *Recherches sur la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides*. Arch. de Biol. T. V, 1884.

L'invagination postérieure donne naissance, à son extrémité interne, à un renflement qui prend la forme d'un huit de chiffre, (pl. XXII, fig. 6), la partie inférieure est beaucoup plus petite que la supérieure. Cette dernière représente la poche stercorale, qui s'ouvre dans la partie inférieure ou le rectum proprement dit. La paroi du rectum émet deux diverticules latéraux (*mp*), qui représentent les tubes de Malpighi.

Les yeux des Arthropodes se développent ordinairement aux dépens de l'ectoderme tégumentaire, mais, comme cela a été signalé par Bobretzky pour l'Ecrevisse, et par Grobben pour la *Moina*, la partie rétinienne de l'œil se forme aux dépens du tissu du nerf optique, ou de l'ectoderme nerveux. Ce dernier mode du développement s'observe chez les Araignées. Le nerf optique, en s'approchant du tégument du tube céphalique, montre, à son extrémité distale, un renflement pyriforme (pl. XXII, fig. 2) et l'ectoderme du tégument forme, autour de ce renflement, un épaississement annulaire, composé de plusieurs couches de cellules (pl. XXII, fig. 3). Plus tard (pl. XXII, fig. 4), les cellules tégumentaires situées au-dessus du renflement piriforme s'allongent, prennent la forme cylindrique et constituent les cellules formatives du cristallin ou corps vitré des auteurs (*cv*). Les cellules de l'épaississement annulaire, qui s'agrandit de plus en plus et enveloppe les côtés du renflement neural, donnent naissance aux cellules pigmentées qui forment la zone iridienne (*pg*). La partie neurale du rudiment se transforme en un assemblage de terminaisons nerveuses. Comme au-dessous de la couche chitinogène se trouve la couche conjonctive sous-cutanée et que le renflement pyriforme du nerf optique est revêtu d'un névrilemme conjonctif, il se forme, entre la partie rétinienne et la partie tégumentaire de l'œil, une lamelle conjonctive, nommée pérétinienne par Graber (1).

Je n'ai pas observé de noyaux dans la lamelle pérétinienne; mais, dans les parties restantes du névrilemme du nerf optique et de la couche sous-cutanée, qui forment l'enveloppe conjonctive de l'œil, les noyaux sont bien visibles.

Ainsi l'œil des Araignées se développe, comme celui de l'Ecrevisse et des Vertébrés, aux dépens de trois couches : de l'ectoderme tégumentaire, de l'ectoderme nerveux et du mésoderme.

Les principales observations sur le développement du système nerveux appartiennent à Salensky et à Balfour.

D'après Salensky, les ganglions sus-œsophagiens des Araignées apparaissent sous forme de deux épaississements ectodermiques du lobe céphalique, qui pénètrent dans ce lobe par invagination. Les troncs ventraux se développent, sous forme de deux bourrelets longitudinaux, de l'ectoderme de la face ventrale, dont les extrémités antérieures se fusionnent, dès l'origine, avec les ganglions du lobe céphalique. Dans le céphalothorax, ces troncs donnent naissance à 6 paires des ganglions, dont l'antérieur correspond à la paire mandibulaire; dans l'abdomen de l'embryon, les troncs nerveux ne sont pas divisés en ganglions.

---

(1) Mais cet auteur la considère comme étant de nature cuticulaire. *Ueb. das unicorneale Auge*. Arch. f. Micr. Anat. 27 Bd. Heft.

Barrois a observé cinq paires de ganglions thoraciques et 3 à 4 paires de ganglions abdominaux; ces ganglions restent visibles après l'éclosion.

D'après Balfour, les épaississements du lobe céphalique ne pénètrent jamais à l'intérieur du lobe par invagination, mais l'ectoderme de ce lobe forme deux replis sémilunaires qui s'enfoncent dans l'épaisseur des ganglions. La lumière de chacun de ces replis se transforme en une cavité qui s'observe dans chaque moitié du ganglion céphalique de l'embryon. Les troncs ventraux dérivent, sous forme de deux bourrelets, des faces latéro-inférieures de l'embryon. Ils sont d'abord tout-à-fait indépendants des ganglions céphaliques et divisés en ganglions, dont le nombre correspond à celui des zonites thoraciques et abdominaux.

La première trace du système nerveux s'observe dans le stade à 9 zonites (pl. XVIII, fig. 2). Les coupes transversales d'embryons de ce stade (pl. XXI, fig. 7) nous démontrent que l'ectoderme de la face ventrale présente des épaississements symétriques (*n*, *n*). Sur les coupes faites au niveau des pattes, ces épaississements sont plus forts et plus développés que dans les intervalles entre ces appendices, où ils consistent en une seule couche de cellules. C'est une preuve que les rudiments des troncs ventraux possèdent, dès l'origine, des renflements ganglionnaires. Ces rudiments occupent d'abord la face ventrale de l'embryon, près de la ligne médiane, mais, plus tard, ils se rapprochent de plus en plus des parties latérales. Balfour, qui n'a vu ces rudiments que dans des stades plus avancés, a supposé, à tort, qu'ils apparaissent sur les faces latéro-inférieures de l'embryon. Cet écartement des rudiments nerveux résulte de l'élargissement de la gouttière longitudinale qui les sépare et de l'inversion de l'embryon (v. chap. II). Dans ce stade, l'abdomen ne renferme aucun rudiment du système nerveux (pl. XIX, fig. 5), mais le lobe céphalique (ibid. *gc*) présente deux épaississements ectodermiques, indépendants des rudiments ventraux, et qui constituent la première ébauche des ganglions sus-œsophagiens. Dans le stade à 12 zonites les rudiments ventraux, déjà très éloignés de la ligne médiane, ont une forme ovalaire (pl. XXI, fig. 9). Dans les stades à 16 zonites (pl. XVIII, fig. 7 et pl. XIX, fig. 1) apparaissent les dépressions sémilunaires du lobe céphalique (pl. XIX, fig. 1, *enf*) et les ganglions abdominaux, dont le nombre s'élève d'abord à huit (pl. I, fig. 7), puis à dix paires (pl. XIX, fig. 1). Chez le *Pholcus*, leur nombre s'élève à 12 paires.

Les coupes transversales du lobe céphalique d'embryons de ce stade nous permettent d'étudier la formation des cavités ganglionnaires décrites par Balfour (pl. XXI, fig. 4 et 5). Une coupe faite en avant de l'orifice buccal (fig. 5) démontre que les bords internes des moitiés du rudiment ganglionnaire sont déjà confondus entre eux sur la ligne médiane. Les diverticules ectodermiques (*enf.*) se présentent sous forme de deux fentes, très étroites et tapissées en dedans par une seule couche de cellules tégumentaires. Les angles externes du ganglion forment deux renflements pyriformes, dont les sommets sont dirigés vers la face latérale (*ap*).

Une coupe faite en arrière de l'orifice buccal (fig. 4) montre que là les deux moitiés du ganglion sont séparées l'une de l'autre, et que les sommets des renflements se recourbent de plus en plus vers le bord inférieur du ganglion lui-même. Lorsque les sommets du renflement se confondent avec ce bord (pl. XXIII, fig. 5 *h*), ils donnent naissance à deux cavités décrites par Balfour. Ainsi, ces cavités ne résultent pas d'une invagination de l'ectoderme, et ne sont non plus comparables aux cavités cérébrales des Vertébrés. Elle sont d'abord limitées par l'ectoderme et le mésoderme, c'est-à-dire qu'elles représentent des restes de la cavité de segmentation. L'ectoderme des parties latérales du lobe céphalique offre deux épaississements (pl. XXI, fig. 5, *cm.*) qui formeront les commissures œsophagiennes.

Les coupes longitudinales d'embryons de ce stade (pl. XXIII, fig. 5) nous apprennent que la chaîne ganglionnaire est représentée par quatre paires de ganglions pédieux (*g*, 4, 3, 2, 1), une paire de ganglions maxillaires (*gmx*), une paire de ganglions mandibulaires (*gdm.*) et une paire de ganglions que je nomme rostraux (*gr*) parce qu'il est très probable qu'ils donnent naissance aux nerfs du rostre.

Dans les stades avec zonites abdominaux confondus (pl. XIX, fig. 2 et 3), tous les ganglions abdominaux sont fusionnés en deux troncs, placés au dessous des bandes germinatives et, dans ces stades, les ganglions antérieurs du céphalothorax commencent à se rapprocher de la ligne médiane (pl. XXIII, fig. 2).

Les troncs abdominaux se rapprochent et se confondent un peu plus tard, dans le stade représenté, figure 9, de la pl. XVIII. Balfour nie l'existence d'un rudiment nerveux médian chez les Araignées. Il n'en existe jamais dans la partie céphalothoracique, où les ganglions, pendant leur rapprochement, sont tout à fait séparés de l'ectoderme; mais, dans l'abdomen, le rudiment en question peut être observé. La coupe transversale de la paroi abdominale inférieure d'embryons de *Lycosa saccata* pl. XXII, fig. 12) nous montre que les troncs abdominaux (*n, abd*) sont un peu distants de la ligne médiane et que l'ectoderme forme, entre eux, un faible enfoncement (*n. r.*) où les cellules sont disposées en plusieurs couches. Sur une coupe plus antérieure (pl. XXII, fig. 13), les troncs abdominaux ont la forme sémilunaire et leurs bords concaves sont tournés vers le haut. Les cellules ectodermiques de l'espace limité par les bords internes des troncs sont très allongées; de leurs extrémités internes se séparent des cellules nouvelles. Ces cellules représentent le rudiment médian du système nerveux. La couche somatique du mésoderme se juxtapose immédiatement à la face supérieure du rudiment nerveux et, plus tard, l'enveloppe de tous côtés (pl. XXI, fig. 1).

Aux dépens de cette couche, se développent le névrilème et la charpente conjonctive du système nerveux. Le mésoderme produit, à l'intérieur de la masse nerveuse, les excroissances suivantes :

1) Les excroissances qui pénètrent dans la face ventrale du système nerveux et qui séparent les ganglions (pl. XXIII, fig. 4).

2) Une excroissance longitudinale, qui s'enfonce dans la face ventrale du système nerveux et la divise en deux moitiés symétriques (pl. XXI, fig. 1, *ms*).

3) Une excroissance qui, pénétrant dans la face dorsale du système nerveux, y forme : *a*) les faisceaux conjonctifs qui s'insèrent sur la ligne médiane dans le tissu nerveux (*b*) le névrilemme interne ou la membrane conjonctive, qui s'observe entre la couche cellulaire et la couche fibrillaire. Comme le tissu conjonctif sert de bordure à chaque ganglion, il est possible de reconnaitre la disposition des ganglions embryonnaires chez l'adulte. La coupe longitudinale, représentée figure 3 de la planche XXI appartient à un embryon non encore éclos.

La partie postérieure du système nerveux (*g. abd*) (pl. XXIII, fig. 4) est formée par la soudure de tous les ganglions abdominaux de l'embryon; les parties g_1-g_4, qui donnent naissance aux nerfs des pattes, représentent les ganglions des quatre zonites postérieurs du cephalothorax; la partie *g. m. x.* est formée par une paire de ganglions du second zonite thoracique, ou ganglions maxillaires. Une paire de ganglions du premier zonite, ou ganglions mandibulaires (*g. m. d.*) occupe les faces latérales, de la partie sus-œsophagienne et s'étend jusqu'au bord occipital et postérieur du système nerveux. Sur le bord postérieur, elle donne naissance à une paire de prolongements qui correspondent à l'ébauche du système sympatique (pl. XXIII, fig. 4, *symp.*).

Une paire de ganglions du rostre (*gr*) occupe la partie supérieure de la face latérale de la région sus-œsophagienne et s'étend jusqu'au bord supérieur du système nerveux. (1).

Une petite partie seulement du système nerveux (*gc*), qui donne naissance aux nerfs optiques, se développe au dépens du lobe céphalique.

---

(1) TICHOMIROFF décrit, chez le *Bombyx mori*, une paire de ganglions, placés en avant des ganglions mandibulaires et nommés, par cet auteur, labiaux. Ils sont comparables aux ganglions rostraux des Araignées.

Nous avons vu que le système nerveux central des Araignées dérive de trois ébauches ectodermiques :

1) De deux épaississements du lobe céphalique; 2) de deux épaississements longitudinaux de la paroi ventrale de l'embryon et 3) d'une ébauche ventrale médiane et impaire. Malgré les assertions de Kupffer, Götte, Fol, Bobretzky (1), Semper (2) et Boutschinsky (3), d'après lesquels le mésoderme interviendrait dans la formation du système nerveux des Vertébrés, des Mollusques et des Annélides, je pense que le système nerveux des Bilatérés est exclusivement d'origine ectodermique. En effet, les observations de His, Kölliker, Balfour (*vertebrata*), Hatschek (4) (*Teredo*, Annélides), Kleinenberg (5) (Annélides), Kowalewsky (6) (*Chiton*, *Dentalium*), Ziegler (7) (*Cyclas*), nous prouvent que le système nerveux des Bilatérés est une formation purement ectodermique.

Cependant il est probable que les ébauches mésodermiques signalées, par exemple, par M. Boutschinky, chez le *Lumbricus*, servent à la formation des enveloppes et du squelette conjonctif du système nerveux.

Les ganglions céphaliques des Annélides naissent sous forme d'un épaississement impair du lobe céphalique (Kleinenberg, Hatschek), tandis que les mêmes ganglions des Arthropodes apparaissent sous forme de *deux* épaississements du même lobe, munis de deux enfoncements ectodermiques (Hatschek (8), Reichenbach (9), etc. Mais Grobben (10) a démontré que les ganglions céphaliques de la *Moina* apparaissent sans forme d'une ébauche impaire qui se divise, plus tard, en en deux moitiés. Le même phénomène est signalé par Fol (1) chez les Ptéropodes, tandis que, chez les autres Mollusques (*Teredo, Dentalium, Cyclas*), l'apparition des ganglions céphaliques s'opère d'une manière semblable à celle des Arthropodes.

---

(1) Mém. de la soc. Imp. des Amis des Sc. Nat. t. XXIV 1e édit.

(2) Arbeit. a. d. Zool. Instit. zu Würzburg. Cd. III. H. 2, 3.

(3) Bullet. de la soc. des Natural. de Nouvelle-Russie, t. VIII, 2.

(4) Arbeit. a. d. Zool. Instit. z. Wien. 1878, 80, 83.

(5) Quart. Journ. LXXIV, 1879.

(6) Ann. du Musée d'Hist. Nat. de Marseille t. I.

(7) Z. f. W. Z. Bd. 41, 1885.

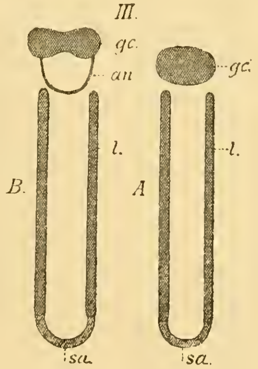
(8) Jen. Zeit. Bd. XI.

(9) Z. f. W. Z. Bd. 29.

(10) Arb. a. d. Zool. Inst. Wien II, 1879.

Il résulte de ces observations, que la forme primitive de l'ébauche céphalique est celle d'un épaississement impair, et que l'apparition de deux ébauches, munies l'une et l'autre d'un enfoncement de l'ectoderme, est un phénomène secondaire.

La plupart des auteurs qui ont étudié le développement du système nerveux des Mollusques, des Annélides et des Arthropodes, affirment : 1) Que la chaîne ventrale dérive de deux ébauches symétriques placées sur la face ventrale de l'embryon (les ébauches latéro-ventrales); 2) que ces ébauches sont d'abord indépendantes et séparées des ganglions céphaliques (fig. III).



III. A. *Premier rudiment ontogénétique du système nerveux des* Bilateria; B. *Forme transitoire hypothétique;* gc. *ganglion céphalique;* l. *Deux rudiments symétriques de la chaîne ventrale;* an. *anneau œsophagien;* sa. *Commissure supra-anale.*

---

(1) Arch. de Zool. expérim. et générale, t. IV, 1875.

Je ne connais que les exceptions suivantes :

1) Korotneff (1), chez le *Gryllotalpa*, et Hatschek (2), chez le *Sipunculus*, ont décrit l'ébauche de la chaîne ventrale comme étant impaire *ab origine*; 2) Salensky (3), chez les Némertiens et Hatschek (4) chez le *Polygordius*, ont observé que la chaîne ventrale a pour origine deux prolongements immédiats des ganglions céphaliques. Salensky, se basant sur les faits du développement du système nerveux du *Monopora*, émet les conclusions suivantes : la commissure ventrale des Némertiens est l'homologue de la commissure dorsale des Annélides; la commissure dorsale des Némertiens est une formation propre aux Némertiens seulement; les nerfs latéraux des Némertiens correspondent aux commissures circumœsophagiennes des Annélides.

S'il en est ainsi, comment devons-nous considérer les commissures du *Geonemertes*, lesquelles embrassent la trompe et le pharynx (*atrium, vestibule* de Salensky)? Comment devons-nous considérer la commissure supra-anale, décrite chez les Némertiens par Hubrecht (5)? Il est impossible d'admettre une liaison des commissures circumœsophagiennes par une commissure supra-anale, et il est évident que l'ancienne manière de voir sur le système nerveux des Némertiens explique mieux les faits mentionnés.

Scott et Osborn (6), en étudiant le développement du système nerveux des Amphibiens, ont fait observé que la première ébauche de la moelle est représentée par *deux* épaississements ectodermiques longitudinaux.

Chez les Annélides et les Arthropodes, on observe la troisième ébauche du système central, c'est la gouttière médiane.

---

(1) Z. f. W. Z. Bd. 41, taf. 29, figure 32.
(2) Arb. a. d. Zool. Inst. Wien, t. V, H. I.
(3) Arch. de Biol., t. V, f. 4.
(4) Arb. a. d. Zool. Inst. Wien, Bd. VI, Heft. 2.
(5) Quart. Journ. 1880.
(6) Ibidem. 1879, vol. XXIX.

D'après Salensky(1) et Boutschinsky, cette ébauche est souvent compacte ; mais les observations de Hatschek nous permettent de supposer que la forme typique de cette ébauche est celle d'une gouttière creuse. Chez l'*Astacus*, d'après Reichenbach, cette ébauche peut être observée *en avant de la bouche*, c'est-à-dire entre les ganglions céphaliques (fig. V, *B*).

Les Vertébrés nous présentent un énorme développement de cette gouttière médiane et, chez les embryons dont l'ectoderme est subdivisé en " Deckschicht „ et " Sinnesschicht „ (*Teleostei*, *Lepidosteus*), au lieu de la gouttière creuse, nous une trouvous ébauche compacte. Ce phénomène est évidemment secondaire. Ainsi, chez ces Vertébrés, nous avons trouvé les homologues des épaississements latéro-ventraux et de l'ébauche médiane; mais il est impossible de découvrir l'homologue de l'épaississement du lobe céphalique. Comment devons-nous considérer la portion antérieure du cerveau des Vertébrés? Malgré les observations de MM. Ahlborn(2) et Graaf(3), qui ont démontré que la glande pinéale est un œil impair, il est possible d'admettre que l'hypophyse représente le reste de l'œsophage primitif, comme le veut Owen(4). Poléjaew, dans une communication faite à la soc. des Naturalistes de Pétersbourg (non encore publiée), à émis l'hypothèse que la bouche primitive de Vertébrés s'ouvrait probablement au fond de la gouttière nerveuse, quand cette dernière était ouverte, c'est-à-dire que la bouche primitive répondait au fond de l'*infundibulum*. L'existence de l'épithélium ciliaire dans le trou nerveux et la position de la bouche, chez l'embryon de l'*Astacus*, sur le trajet de l'ébauche nerveuse médiane sont des faits qui parlent en faveur de l'hypothèse de Poléjaew.

S'il en est ainsi, la partie du cerveau des Vertébrés placée en avant de l'hypophyse correspondrait à la partie préorale de l'ébauche médiane de l'*Astacus*. Il est possible qu'une pareille ébauche préorale existe aussi chez les autres Arthropodes; mais elle n'a pas jusqu'ici attiré l'attention des observateurs et elle est restée inaperçue.

---

(1) Arch. de Biol., t. f.

(2) Z. f. w. Z. Bd. XL.

(3) Zool Anz. 1886, n° 219.

(4) Essays on the conario-hypophyseal Tract. London, 1885.

On a émis plusieurs fois l'hypothèse de la transformation du système nerveux annulaire des Cœlentérés en celui des Bilatérés. Sedgwick (1) compare l'anneau nerveux buccal des Actiniaires au cerveau et à la chaîne ventrale des Bilatérés. Mais cette manière de voir n'explique pas l'apparition indépendante des ganglions céphaliques. C'est pourquoi Balfour suppose que le ganglion du *Trochozoon* a une origine indépendante de l'anneau nerveux.

En mettant en regard la Trochophore et un Cœlentéré idéal, nous ne pouvons comparer à l'anneau nerveux de ce dernier que l'anneau nerveux, situé chez la Trochophore au niveau de l'organe viblatile anneau qui fut découvert par Kleinenberg.

Hatschek (2), étudiant le développement du *Polygordius*, a constaté que la larve de ce ver est pourvue de deux anneaux nerveux dont l'un est situé au niveau de l'organe vibratile préoral, l'autre au niveau du cercle ciliaire postoral. Il est très probable que, chez les larves, dites *Polytrocha*, on trouvera autant d'anneaux nerveux qu'il existe de cercles vibratiles. Je pense que ces anneaux représentent simplement des formations secondaires, lesquelles sont apparues pendant la vie larvaire. Les commissures œsophagiennes traversent ces anneaux presque perpendiculairement. Tous ces faits me portent à croire que le système nerveux des Bilatérés, présentant dès les premiers stades du développement des indices manifestes de symétrie bilatérale, n'est pas l'homologue de celui des Cœlentérés.

Les Bilatérés dérivent-ils de formes radiaires? c'est là une question qui est loin d'être tranchée; mais il est permis de supposer que la forme ancestrale des Bilatérés, pendant le stade diblastique, était pourvue d'un blastopore en forme de fente allongée, c'est-à-dire qu'elle était bisymétrique. L'existene d'un pareil blastopore est constatée chez les Gastéropodes (Fol), les Pulmonés (Rabl, Lankester), le *Cucullanus* (Bütschli) (1), la *Serpula* (Conn et Drasche) (2) et le *Peripatus* (3). Si nous supposons l'existence d'un blastopore en en forme de fente allongée chez la forme ancêstrale des Bilaterés, nous pourrons pour rendre compte du fait que le blastopore arrondi des larves actuelles se transforme tantôt en bouche, tantôt en anus; nous nous expliquerons pourquoi, chez les oiseaux il existe plusieurs canaux neurentériques. Les phénomènes d'embryogénie s'expliquent donc en admettant que la forme ancestrale diblastique des Bilatérés possédait un corps allongé et un blastopore en forme de fente, dont la portion antérieure deviendrait la bouche, la portion postérieure l'anus. Les premières ébauches du système nerveux pourraient apparaître sous la forme de " Sinneszellen „ à l'extrémité antérieure du corps de cette forme ancestrale, cette extrémité étant la siège principal des organes des sens chez tous les Bilatérés et aussi le long des bords du blastopore, comme on observe chez les Actiniaires autour de la bouche. Mais ces ébauches pourraient être tout-à-fait indépendantes l'une de l'autre, comme nous le voyons chez tous les embryons des Bilatérés.

---

(1) Quart. Journ., 1884.

(2) Arb. a. d. Zool. Inst. Wien. t. VI, H. 1.

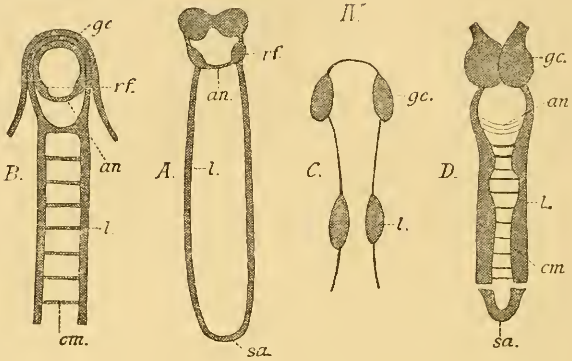
L'ébauche antérieure correspondrait au ganglion céphalique. les ébauches ventrales aux troncs latéro-ventraux de l'embryon. L'existence de la commissure supra-anale, chez les Némertiens et le *Peripatus* (fig. IV. *A* et *D.*) nous fait supposer que ces troncs étaient reliés entre eux, en arrièrre du bord postérieur du blastopore. Mais comment s'est formée la liaison entre l'ébauche antérieure et les ébauches latéro-ventrales ?

---

(1) Z. f, w. Z. Bd. 26.

(2) Zool. Anz, 1885, N° 185 et 190.

(3) Quart. Journ. vol. XXIII.



IV. A. *Système nerveux de Némertes;* B. *Système nerveux du* Chiton C. *Système nerveux des lamellibranches*; D. *Système nerveux du* Peripatus; gc. *g. céphalique*; l. *Troncs ventraux*; sa. *Commissure supra-anale;* an. *Anneau œsophagien*; rf. *Renflements ganglionnaires de cet anneau;* cm. *Commissures transversales.*

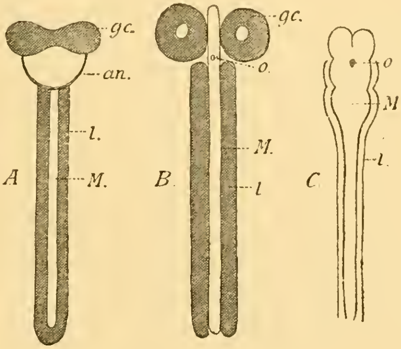
En comparant le système nerveux des Némertiens (fig. IV. *A*) et celui du *Chiton* (fig. IV. *B*), l'on est conduit à penser que cette liaison s'est établie par l'apparition d'un anneau de " Sinneszellen „ autour de la bouche, après la soudure des bords du blastopore, ou autour de la trompe, chez les ancêtres des Némertiens (fig. III).

Les ganglions inférieurs des Némertiens ne sont pas comparables aux ganglions sous-œsophagiens des autres Bilatérés. Les ganglions des Némertiens représentent des épaisissements de l'anneau circumbuccal; tandis que les ganglions sous-œsophagiens des autres Bilatérés sont formés par la soudure de *ceux des zonites antérieurs*, c'est-à-dire par la soudure des épaisissements des troncs latéro-ventraux.

Les homologues des ganglions inférieurs des Némertiens se retrouvent chez le *Chiton* dans de faibles épaisissements de l'anneau circum-œsophagien (fig. IV. *B*). Il est possible que les trois faibles commissures transversales antérieures du *Peripatus* (fig. IV. *D*) représentent, de même, le reste de l'anneau circumbuccal. Chez tous les autres Bilatérés, cet anneau se réduit à de simples commissures œsophagiennes.

Entre le système nerveux du *Chiton* et celui des Lamellibranches (fig. IV. *C*) existent des formes de transition (*Fissurella, Haliotis*), qui prouvent que les ganglions pédieux des Mollusques sont comparables aux troncs latéro-ventraux du *Chiton* et des Annélides. Il est beaucoup plus difficile de trouver chez les Annélides les homologues des ganglions viscéraux des Acéphales. Sont-ils comparables au système symphatique? Leur développement (Ziegler) en forme de deux ébauches ectodermiques indépendantes de celles des ganglions céphaliques ne milite guère en faveur de ce rapprochement.

V.



V. A. *Figure schématique représentant le rudiment ontogénétique du système nerveux des Annélides et des Arthropodes;* B. *Rudiment embryonnaire du système nerveux de l'*Astacus fluviatilis; C. *Rudiment embryonnaire du système nerveux des Vertébrés*; gc. *Ganglion céphalique;* an. *Anneau œsophagien;* l. *Cordons ventraux (dorsaux dans la fig.* C*);* M. *Rudiment ventral médian;* o. *orifice buccal ou « conario-hypophyseal tract »*

Les troncs dorsaux des Nématodes et du *Balanoglossus* procèdent-ils du ganglion céphalique et correspondent-ils au système symphatique? c'est une question à élucider.

Chez les formes supérieures des Bilatérés, on observe le rapprochement des troncs latéro-ventraux vers la ligne médiane (Annélides). La cause de ce phénomène reste inconnue. Pendant le rapprochement des ébauches latéro-ventrales, l'ectoderme, limité par ces ébauches, forme un pli et s'enfonce dans l'intérieur de l'embryon.

Ainsi se forme l'ébauche médiane des Annelides, des Arthropodes et des Vertébrés. Chez ces derniers, les ébauches latéro-ventrales sont rudimentaires, les ganglions céphaliques ont disparu, mais l'ébauche médiane présente un développement énorme et forme tout le myel-encéphale.

EXPLICATION DES PLANCHES.

(PLANCHE XVIII.)

Fig. 1-9 représentent les changements de forme extérieure de l'embryon de l'Agelène (*sp?*).

EXPLICATION DES LETTRES.

lc = lobe céphalique.
la = lobe anal.
md = zonite mandibulaire
mx = zonite maxillaire } et leurs appendices.
1p-4p = zonites pédieux
lr = labre supérieur.
lb = labre inférieur.
st = partie sternale
pl = partie pleurale } des zonites abdominaux.
tg = partie tergale
1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, zonites abdominaux.

Fig. 1. Stade à 5 zonites et avec zonite mandibulaire *md*, en voie de formation.
Fig. 2. Stade à 9 zonites et 5 paires d'appendices thoraciques.
Fig. 3. Stade à 12 zonites et 6 paires d'appendices thoraciques.
Fig. 4 et 5. Le lobe céphalique avec les rudiments du rostre.
Fig. 6. Stade à 14 zonites et 3 paires d'appendices abdominaux.
Fig. 7. L'abdomen de l'embryon à 16 zonites.
Fig. 8. Trois phases du développement du rostre.
Fig. 9. Abdomen vu en dessous de l'embryon de la *Lycosa saccata*, après la fusion des bandes germinatives (de Barrois) *bg*; *fl* = filières; *tg* = point d'attache de la tige céphalothoracique.

Fig. 10. *A* et *B*, deux coupes du tégument de l'embryon de la *Lycosa saccata*, avant l'éclosion, pour démontrer le développement des cellules trichogènes *tr;* Hartn. 3/7;

Fig. 11. Coupe de l'œuf de la Tégénaire domestique au stade à 8 segments; *sc* = cavité de la segmentation; *n* = noyaux et amas protoplasmiques qui les entourent, Hartn. 2/7.

(Planche XIX).

Fig. 1, 2, 3 représentent le changement de la forme extérieure de l'embryon de la même Agelène. Même signification des lettres que pour la planche XVIII.

Fig. 1. Stade à 16 zonites plus avancé que celui de la fig. 7 de la pl. I; *R* = *rostrum; enf* = diverticules sémilunaires de l'ectoderme du lobe céphalique; *gc* = ganglions céphaliques; *g. abd* = ganglions abdominaux. Les membres thoraciques ont été mal numérotés 1*p* est l'appendice du zonite maxillaire et non la première paire de patte : A la place de 2*p* lisez 1*p*; à la place de 3*p* lisez 2*p* et ainsi de suite. Le premier zonite abdominal est caché, à gauche par la dernière patte.

Fig. 2 et 3. Deux stades de la seconde période du développement; *or* = les branches latérales de l'aorte postérieure; *bg* = bandes germinatives.

Fig. 4. Œuf du *Pholcus phalangioides*, vu par la face ventrale; embryon à 17 zonites, dont les 6 postérieurs correspondent au post-abdomen.

Fig. 5. Coupe partielle d'œuf de *Lycosa saccata* au stade représenté figure 2 de la planche XVIII. La coupe traverse le lobe céphalique et le zonite antérieur de l'abdomen. *msp* = mésoderme du zonite abdominal; *ms* = mésoderme du lobe céphalique; *gc* = rudiment du ganglion céphalique; *end* = cellules vitellines; Hartn. 3/5.

Fig. 6. Coupe transversale d'embryon de *Lycosa saccata* appartenant au stade représenté figure 2 de la planche XIX; *bd* = bandes germinatives; *n* = cordons nerveux de l'abdomen; *p* = appendice abdominal; *c* = cavité du cœur; *cœl* = cavité cœlomique; *smt* = couche somatique; *spl* = couche splanchnique du mésoderme;

end = cellules vitellines; *sc* = cellules de l'endoderme secondaire, Hartn. 3/5.

Fig. 7. Partie d'une coupe transversale de l'abdomen d'un embryon du *Pholcus phalangioides* avant l'éclosion; *cæc* = cœcum impair du mésentéron abdominal; *gen* = rudiments des organes génitaux.

(PLANCHE XX).

bd = blastoderme.
ms = cellules mésodermiques.
end, vt = endoderme ou cellules vitellines.
cp = cumulus primitif.
bl = blastopore rudimentaire.
pr = sillon primitif.
n = noyaux et amas plasmiques de l'endoderme.

Fig. 1-5 représentent le développement du mésoderme chez la *Lycosa saccata;* sur les figures 1, 3, 4 les noyaux des cellules vitellines ne sont pas représentés.

Fig. 1. Coupe de l'œuf; elle traverse le premier rudiment du mésoderme (*ms*), Hartn. 3/5.

Fig. 2. Partie d'une coupe qui traverse le même rudiment plus développé. Hartn. 3/7.

Fig. 3. Coupe longitudinale de l'œuf, au stade où le rudiment mésodermique est en forme de comète. Hartn. 3/5.

Fig. 4. Coupe longitudinale de l'œuf, après la disparition du *cumulus* et du blastopore (*ep* par erreur au lieu de *cp*).

Fig. 5. Coupe longitudinale de l'œuf avec rudiment mésodermique complètement formé. Hartn. 2/5.

Fig. 6. Coupe de l'œuf du *Pholcus phalangioides* pendant la formation du mésoderme. Hartn. 2/7.

Fig. 7. Partie d'une coupe longitudinale de l'œuf du *Pholcus phalangoides* au stade correspondant à celui de la figure 3 de la même planche; *m* = cellule mésodermique en voie de division. Hartn. 3/7.

Fig. 8. Partie d'une coupe d'œuf non segmenté du *Pholcus phalangioides; vg* = vésicule germinative. Hartn. 2/7.

Fig. 9. Partie d'une coupe d'œuf de *Tegenaria domestica* après la destruction des pyramides. Hartn. 2/7.

Fig. 10. Coupe partielle d'œuf d'*Epeira diadema*, après la formation du blastoderme. Hartn. 3/7.

Fig. 11. Partie d'une coupe transversale d'œuf de l'Epéire diadème, traversant le sillon primitif (*pr*). Hartn. 3/7.

Fig. 12. Partie d'un coupe transversale d'un œuf de la même Araignée, qui passe à travers le cumulus primitif. Hartn. 3/7.

Fig. 13. Partie d'une coupe longitudinale d'un embryon de la même espèce, pendant la formation de l'enfoncement ectodermique ou du blastopore (*bl*). Hartn. 3/7.

(PLANCHE XXI.)

Fig. 1. Partie d'une coupe transversale du céphalothorax d'un embryon de *Lycosa saccata*, avant l'éclosion. *m* = muscles; *so* = organe de la succion; *cœ* = cœcum antérieur de la partie céphalothoracique du mésentéron; *st* = lame aponévrotique; m, m_1, m_2 = muscles; *p* = article basal de la patte; *g. th* = ganglions thoraciques; *ps* = substance fibreuse du ganglion; *ms* = prolifération inférieure du mésoderme dans l'intérieur du système nerveux; *ca* = cellules adipeuses ou celles de l'endoderme secondaire. Hartn. 3/7.

Fig. 2. Coupe horizontale de l'abdomen du même embryon, au niveau du cœur; 1, 2, 3 = trois lobes du mésentéron abdominal; *lac* = lacunes sanguines; *adm* = tuniques adventive et musculaire de la paroi du cœur; *per* = paroi péricardique qui se sépare de la couche splanchnique du mésoderme; *vp* = vaisseaux pulmonaires; *cs* = cellules de l'endoderme secondaire. Hartn. 3/7.

Fig. 3. Coupe longitudinale du système nerveux central d'embryon de *Lycosa saccata*; *gc* = ganglion optique; *gr* = ganglion rostral; *gmd* = ganglion mandibulaire; *gmx* = ganglion maxillaire; g_1-g_4 = ganglions pédieux; *g. abd* = ganglion abdominal; *ms* = excroissance supérieure du mésoderme, formant le névrilemme interne et les faisceaux conjonctifs (*cj*) dans l'intérieur du système nerveux. Hartn. 3/7.

Fig. 4 et 5. Deux coupes transversales du lobe céphalique d'embryon de *Lycosa saccata,* au stade correspondant à celui de la figure 1 dela planche XIX. La coupe de la figure 5 traverse le lobe céphalique en avant de l'orifice buccal, celle de la figure 4, en arrière de cet orifice. *œ* = œsophage; *cœl* = cavité cœlomique du lobe céphalique; *enf* = invagination de l'ectoderme à l'intérieur du ganglion céphalique; *ap* = renflement pyriforme du ganglion; *cm* = commissure œsophagienne.

Fig. 6. Coupe d'un lobe du foie (de la partie abdominale du mésentéron) d'embryon de *Lycosa saccata,* avant l'éclosion; *ch* = cellules hépatiques; *fc* = cellules à ferment. Hartn. 3/7.

Fig. 7. Partie inférieure d'une coupe transversale d'embryon de *Lycosa saccata,* au stade correspondant à celui de la figure 2 de la pl. XVIII. La moitié droite traverse le céphalothorax au niveau de la naissance de la patte; *p* = la moitié gauche dans l'intervalle entre les pattes; *n* = épaississements de l'ectoderme, représentant le rudiment du système nerveux; *ms* = segments mésodermiques; *cœl* = cavité cœlomique; *cs* = cellules du mésoderme qui se détachent de la couche somatique et tombent dans la cavité cœlomique. Hartn. 3/5.

Fig. 8. Partie d'une coupe longitudinale d'embryon de *Lycosa saccata;* 1, 2, 3, 4 = zonites abdominaux; *se* = cellules de l'endoderme secondaire; *cs* = cellules mésodermiques libres. Hartn. 3/5.

Fig. 9. Partie d'une coupe transversale d'embryon du *Pholcus phalangioides,* au stade correspondant à celui de la figure 6, de la planche XVIII; *n* = rudiment du système nerveux; *cœl* = cavité cœlomique; *se* = cellules de l'endoderme secondaire; *cs* = cellules mésodermiques libres; *p* = patte. Hartn. 3/5.

Fig. 10. Coupe longitudinale des 3me et 4me zonites d'embryon du *Pholcus phalangioides,* au stade correspondant à celui la figure 1 de la planche XVIII.

Fig. 11. Coupe longitudinale du 5me zonite du même embryon; *ect* = ectoderme; *ms* = deux couches du mésoderme. Hartn. 2/7.

(PLANCHE XXII.)

Fig. 1-10 représentent des coupes d'embryon de *Lycosa saccata,* avant l'éclosion.

Fig. 1. Partie d'une coupe transversale faite au niveau des stigmates pulmonaires *stg; pm* = poumons; *cs* = corpuscules sanguins; *m* = les muscles longitudinaux de l'abdomen. Hartn. 3/7.

Fig. 2, 3, 4 représentent les diverses phases du développement de l'œil; *g. op* = ganglion optique; *rf* = renflement du nerf optique; *pg* = cellules ectodermiques qui formeront plus tard les cellules pigmentées de l'œil; *cv* = cellules du corps vitré.

Fig. 5. Coupe horizontale oblique de la partie antérieure de l'abdomen et de la partie postérieure du céphalothorax; *g. abd* = ganglions abdominaux; *msd* = accumulation de cellules du mésoderme, aux dépens de laquelle se développent les muscles longitudinaux.

Fig. 6. Partie d'une coupe transversale de l'abdomen au niveau de la naissance des vaisseaux de Malphigi; *rect* = rectum; *p. st* = poche stercorale; *prt* = couche péritonéale; *m* = muscles; *tr.* trachées; *fl* = filière. Hartn. 3/7.

Fig. 7. *A*) Partie de la coupe transversale de l'abdomen; *c* = cœur; *pe* = péricarde; *m. al* = muscles aliformes; *mp* = couche splanchnique du mésoderme; *se* = cellules de l'endoderme secondaire. Hartn. 2/7. *B*) Coupe horizontale de la paroi du cœur, au niveau de la naissance de l'artère latérale *art; pe* = péricarde; *te* = tunique externe ; *m* = *muscularis.* Hartn. 3/7.

Fig. 8. Coupe longitudinale des filières; *fs* = filière supérieure; *fm* = filière médiane; *fi* = filière inférieure; *gl* = glandes à soie.

Fig. 9-10. Deux coupes horizontales du céphalothorax. Celle de la figure 9 traverse le céphalothorax au niveau du suçoir *sg;* celle de la figure 10, au niveau de la lame aponévrotique *st; gc* = ganglion céphalique;

œ = œsophage; *sg* = suçoir; *st* = lame aponévrotique; *sp* = excroissances de la couche splanchnique du mésoderme, qui partagent le mésentéron céphalothoraciques en lobes; *m* = muscles; 1, 2, 3, 4 = lobes du mésentéron. Hartn. 3/7.

Fig. 11. Partie inférieure d'une coupe longitudinale d'embryon de *Lycosa saccata*, au stade représenté fig. 9 de la pl. XVIII; t_1, t_2 = tendons des muscles longitudinaux de l'abdomen; enf_1, enf_2 = deux dépressions de l'ectoderme, qui servent à la chitinisation des tendons.

Fig. 12 et 13. Coupes transversales de la partie inférieure de l'abdomen du même embryon; celle de la figure 13 traverse l'abdomen plus avant que celle de la figure 12; *n. abd* = troncs nerveux; *nr* = rudiment médian du système nerveux; *m* = muscles; *g* = rudiments des organes génitaux; *prt* = cellules de l'endoderme secondaire.

Fig. 14. Coupe verticale à travers la mandibule de la *Lycosa saccata*, avant l'éclosion; *td* = tendon; *m* = muscles; *gl* = glande à venin; *ca* = cellules adipeuses ou celles de l'endoderme secondaire.

Fig. 15 et 16. Deux coupes longitudinale du post-abdomen du *Pholcus phalangioides*, au stade à 17 zonites (v. fig. 4 de la pl. XIX) et à 18 zonites; *ect* = ectoderme; *ms* = mésoderme; *c. vit* = endoderme.

Fig. 17. Coupe du tégument de la *Lycosa saccata*, avant l'éclosion, au point d'attache d'un muscle; *cj* = couche conjonctive du tégument; *sr* = sarcolemme.

(PLANCHE XXIII).

Fig. 1. Coupe longitudinale schématisée d'embryon du *Pholcus phalangioides*, au stade à 6 zonites. *la* = lobe anal; *lc* = lobe céphalique; 1*md* = zonite mandibulaire; 2*mx* = zonite maxillaire; 3-6 = zonites pédieux; *ect* = ectoderme; *ms* = mésoderme.

Fig. 2. Coupe horizontale schématisée d'embryon du même, au stade correspondant à celui de la figure 2 de la planche XIX,

N = ganglions thoraciques; *Ni* = troncs abdominaux; *bd* = bandes germinatives; *p* = appendices abdominaux; *spl* = couche splanchnique, *smt* = couche somatique du mésoderme; *cœl* = cavité cœlomique; *ao* = aorte postérieure; *se* = cellules de l'endoderme secondaire.

Fig. 3. Coupe transversale du céphalothorax d'embryon de *Lycosa saccata*, au stade correspondant à celui de la figure 3 de la pl. XIX. *N* = ganglion thoracique; *spl. smt* = deux couches du mésoderme; *se* = cellules de l'endoderme secondaire, qui remplissent la cavité cœlomique; *ao* = aorte antérieure; *pl* = pli de la couche splanchnique du mésoderme, qui s'enfonce dans le mésentéron; *P* = lieu de naissance d'une patte.

Fig. 4. Coupe longitudinale schématisée du système nerveux central d'embryon de *Lycosa saccata*, avant l'éclosion. La coupe traverse le système nerveux plus loin de la ligne médiane que celle de la fig. 3 de la pl. XXI. *gc* = ganglion optique; *gr* = gangl. rostral; *g. md* = gangl. mandibulaire; *g. mx* = gangl. maxillaire; g_1-g_4 = ganglions pédieux; *g. abd* = gangl. abdominal; *symp* = rudiment du système de la vie organique. L'enveloppe et les cloisons conjonctives sont colorées en rouge.

Fig. 5. Coupe longitudinale de la partie céphalothoracique du système nerveux d'embryon de *Lycosa saccata*, au stade correspondant à celui de fig. 1 de la pl. XIX; *h* = cavité du ganglion céphalique; *ms* = couche somatique. Les autres lettres ont la même signification que celles de la figure précédente.

Fig. 6. Coupe d'œuf de l'Epéire diadème dans la phase des pyramides; *sc* = cavité de la segmentation; *n* = amas plasmatiques avec noyaux. Hartn. 2/5.

La Septicémie inoculée à des Baleines par les flèches dont se servent les pêcheurs,

PAR

ARMAUER HANSEN.

A chaque printemps les pêcheurs des environs de Bergen capturent régulièrement tantôt un tantôt deux exemplaires de la petite espèce de *Balénoptère* bien connue aujourd'hui sous le nom de *Balœnoptera rostrata.*

Voilà 500 ans au moins que cette chasse se répète chaque année dans des conditions identiques, dans les mêmes parages, avec les mêmes engins et avec les mêmes résultats. C'est ordinairement dans une petite baie, à 30 kilomètres environ de Bergen, nommée Skogsvåg que la baleine annuelle se fait prendre. Ce fjord a une embouchure fort étroite et une fois qu'il y est entré l'animal n'en peut plus sortir. Il se promène alors le long des côtes, en attendant qu'on lui fasse la chasse. Aux mois d'Avril et de Mai les pêcheurs attendent la baleine et surveillent la baie : dès qu'elle y a pénétré ils en ferment l'embouchure au moyen d'un filet et dès lors la proie est à eux : jamais l'animal n'essaie de repousser devant lui le filet qui s'oppose à sa sortie. Aussitôt qu'il approche du filet, il rebrousse chemin.

Il s'agit maintenant de se rendre maître du colosse. Les pêcheurs armés d'arcs se mettent en devoir de poursuivre l'animal. Les arcs dont ils se servent sont d'une construction très primitive, mais d'une force considérable et leurs flèches en bois sont pourvues d'une pointe en fer. Lorsque la flèche atteint la baleine le fer seul pénètre dans ses chairs et celui-ci porte la marque du pêcheur qui l'a lancé. Celui qui réussit à fixer dans les flancs de la baleine la flèche mortelle, reçoit la plus grosse part de la dépouille.

Après un temps qui varie entre 24 et 36 heures la baleine devient plus lourde et moins agile; elle vient plus souvent à la surface pour respirer; elle est évidemment malade, et à ce moment on peut l'attaquer par des harpons; après avoir été harponnée elle est amenée à terre et il faut de 50 à 100 hommes pour la hisser sur la plage. On trouve invariablement alors, autour de l'une des flèches qui ont pénètre dans la chair, une région gangrènée et cette flèche est considérée comme étant la flèche mortelle.

Pour empoisonner les flèches pour les chasses futures on baigne les pointes dans la chair gangrènée, après quoi on les laisse se dessécher.

Je ne sais si c'est mon frère le Dr. K. Hansen ou M. le Dr. Gade qui a eu le premier l'idée qu'il s'agissait ici d'un empoisonnement; je sais seulement qu'ils ont tous deux fait des préparations du sang et de la chair gangrènée à peu près en même temps, et qu'ils ont trouvé l'un et l'autre des bacilles dans leurs préparations.

Mon frère a aussi essayé de mesurer le température d'une baleine en introduisant un thèrmomètre dans ses muscles; mais malheureusement par les contractions musculaires le thermomètre s'est brisé. Au printemps dernier j'ai assisté à une de ces chasses avec mon ami M. Nielsen, vétérinaire à Bergen, et nous avons fait sur place des ensemencements dans l'Agar, en puisant les germes d'une part dans la rate, d'autre part dans la chair gangrènée. Nous avions oublié de nous munir d'un thermomètre. Dans les tubes de culture de la rate nous avons obtenu une culture pure de bacilles présentant les mêmes caractères que ceux qui avaient été trouvés auparavant par mon frère et M. Gade, et nous avons encore trouvé les mêmes bacilles dans un vaisseau sanguin du poumon. Dans les cultures de la chair gangrènée il y avait principalement des micrococcus. Les bacilles engendrent, dans les cultures, des spores incolores.

Je crois pouvoir conclure de ces observations que l'introduction de la flêche empoisonnée inocule aux baleines les germes d'un bacille, qui produit chez elles la Septicémie. Dans les trois cas examinés on a trouvé le même bacille dans le sang et il serait intéressant de soumettre au controle de l'expérience l'opinion que je viens de formuler. M. Gade a essayé d'infecter des lapins mais sans résultat.

J'espère pouvoir expérimenter au printemps prochain les bacilles que je possède en culture.

Ce qui me paraît bien curieux, c'est que les pêcheurs de la côte de Norwège ont trouvé accidentellement et sans s'en douter un bacille produisant la septicémie et probablement ils ont fait cette découverte il y a des milliers d'années. Les arcs dont ils se servent sont de la même construction que ceux qu'employaient les guerriers anciens, les Vikings; il y a lieu de croire que cette forme d'arcs remonte à une haute antiquité; car il est éminemment probable que cette chasse aux baleines a pris naissance longtemps avant qu'un évêque de Bergen ait fait de cette pêche un monopole de son siége, ce qui eut lieu il y a 500 ans.

Études sur le développement des Annélides,

PAR

M. SALENSKY

Professeur à Odessa.

DEUXIÈME PARTIE.

CONCLUSIONS ET RÉFLEXIONS.

Les recherches embryologiques modernes n'ont pas seulement en vue la description des phénomènes évolutifs d'un animal, à partir de la ponte de l'œuf jusqu'à l'éclosion de l'embryon; l'horizon qu'elles embrassent est plus étendu. Elles cherchent à trancher quelques questions relatives aux rapports génétiques qui existent entre les différents groupes d'animaux et à dresser, pour ainsi dire, le tableau de l'évolution phylogénique de chacun d'eux. Or, ce n'est que par la comparaison des processus évolutifs des formes les plus nombreuses possible que l'on peut espérer résoudre ces questions.

Mais dès qu'un embryologiste aborde l'étude d'un semblable problème, il se heurte à de nombreuses difficultés. D'abord le nombre des animaux, que l'on a étudiés au point de vue embryogénique, est encore fort restreint, de sorte que les matériaux, qui peuvent servir à établir des comparaisons, sont aussi fort insuffisants. En outre il est parfois bien difficile de distinguer, dans l'étude du développement d'un animal, les processus palyngénétiques des phénomènes cénogénétiques. Il en résulte alors des différences notables dans l'évolution d'animaux, dont la constitution présente cependant des analogies évidentes, et ces différences on les constate même dans l'évolution d'espèces appartenant à un même genre.

Ces variations dans le développement sont loin d'être rares; plus le nombre des animaux, dont on étudie le développement, devient considérable, plus le nombre de ces variations augmente. Je pourrais citer comme exemples, le développement des Balanoglosses, celui des Péripates et surtout celui des Salpes, particulièrement remarquables par les grandes divergences qui se présentent dans l'évolution de différente espèces. Il est bien difficile d'admettre que ces divergences soient le résultat d'une différence dans l'évolution phylogénique. Il faut les considérer au contraire, selon les idées généralement admises aujourd'hui, comme résultant de la cénogénèse. Toutefois il faut avouer que fort souvent les embryologistes sont embarassés non seulement pour expliquer les causes de la cénogénèse, mais encore pour discerner les phénomènes cénogénétiques des phénomènes palyngénétiques.

Tout ce que je viens de dire prouve combien il est difficile, à l'heure actuelle, d'établir des principes généraux, qui permettent d'expliquer les processus embryologiques et d'en tirer des conséquences relativement au développement phylogénique des animaux. Tout ce que l'on a fait à cet ègard jusqu'à ce jour doit être considéré comme de simples tentatives plus ou moins heureuses, mais qui restent sujettes à caution.

La théorie émise récemment par Götte se trouve dans ce cas. Je m'y arrêterai quelque peu, parce qu'elle se rapporte aux Vers, que j'ai moi-même étudiés.

On peut désigner la théorie de Götte (1) sous la dénomination de théorie stéréométrique; elle est basée en effet sur les relations qui existent entre les axes d'un animal bilatéral adulte et ceux de sa Gastrula. Götte divise les animaux bilatéraux en deux groupes : 1° les *hypogastriques*, chez lesquels l'axe longitudinal du corps de l'adulte répond à l'axe principal ou, comme Götte l'appelle, à l'axe sincipital de la Gastrula ; 2° les *pleurogastriques*, chez lesquels l'axe principal de l'adulte répond à l'un des axes transversaux (Kreuzaxe) de la Gastrula. Les animaux hypogastriques différeraient tellement des pleurogastriques que Götte attribue à chacun de ces deux groupes une génèse indépendante (p. 171, loc. cit.). D'après Götte les Hirudinées et les Annélides chétopodes seraient indubitablement des formes très-voisines, attendu que leur évolution est absolument la même. Les Hirudinées seraient hypogastriques comme le sont les Chétopodes. Cette manière de voir n'a pas reçu, tant s'en faut, de confirmation par mes recherches et parmi les travaux antérieurs il en est qui démontrent déjà le peu de justesse de cette manière de voir. Chez la Clepsine, l'axe sincipital de la Gastrula, c'est-à-dire l'axe qui réunit le centre du disque germinatif avec celui des cellules entodermiques, représente aussi l'axe principal de l'adulte. On peut s'en convaincre en comparant la figure 36 avec la figure 50 de la planche XII de Whitmann (1). Chez *Nephelis* (2), l'axe sincipital, c'est-à-dire celui qui réunit le disque germinatif avec le centre du groupe des globes vitellins, représente l'axe longitudinal du corps. Bien que chez *Branchiobdella* (3) le blastopore et le stade Gastrula fassent défaut, par analogie avec les autres Hirudinées, on peut considérer comme axe sincipital celui qui réunit le centre du groupe des macromères avec celui des micromères. Pour s'en convaincre il suffit d'examiner la figure 9 de mon histoire du développement de *Branchiobdella*. Or, cet axe correspond à l'axe transversal de l'adulte. Il en résulte que les relations qui existent entre les axes de l'embryon et ceux de l'adulte sont différentes non-seulement si l'on compare les Annélides avec les Hirudinées, mais même si l'on compare entre elles diverses espèces d'Hirudinées. Les lois établies par Götte ne sont donc pas même applicables dans des limites aussi restreintes que celles fournies par la classe des Annélides.

---

(1) GÖTTE. *Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Thiere*, 2ter Theil.

---

(1) Whitmann. *Embryology of Clepsine.* (Quarterly journal of micr. science 1878).

(2) Bütschli. *Entwickelungsgeschicht. Beiträge.* (Zeits. für. wiss. Zool. Bd. 29).

(3) Salensky. *Développement du Branchiobdella.* (Arch. de Biolog. vol. V).

Dans le présent travail je me bornerai à comparer le mode de segmentation, la formation des feuillets embryonnaires, les modifications qu'ils subissent ainsi que les différentes formes larvaires des Annélides que j'ai observés et je tâcherai d'en tirer quelques conclusions relativement aux affinités des Annélides avec les autres groupes de Vers.

Segmentation et formation des feuillets embryonnaires.

La segmentation du vitellus, que nous avons décrite dans les chapitres précédents, suit la marche de la segmentation inégale; elle conduit d'abord à une amphiblastula, puis plus tard à une amphigastrula. Ce mode de segmentation est le plus répandu chez les Annélides; cependant, dans quelques espèces de cette classe, la segmentation est égale et conduit à la formation d'une archigastrula.

Le fait que ces deux modes de segmentation se rencontrent dans des espèces voisines d'Annélides a été signalé depuis longtemps par Kowalevsky(1), qui a observé une amphigastrula chez *Euaxes* et une archigastrula chez *Lumbricus*. Chez les Annélides marins on connaît aussi quelques cas, où il y a formation d'une archigastrula.

Quoique, chez les Annélides que j'ai observés, la segmentation présente une grande uniformité, on peut constater cependant qu'elle s'opère suivant deux types bien distincts. Cette distinction peut être basée sur la division des premiers macromères. On a vu que, chez *Psygmobranchus* et chez *Nereis cultrifera*, après la division de l'œuf en quatre macromères et en quatre micromères le nombre des premiers reste longtemps le même. Ce n'est qu'à des stades du développement relativement fort avancés que l'un des macromères se divise en deux globes, après quoi ils sont au nombre de cinq.

---

(1) KOWALEVSKY. *Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden.* (Mémoires de l'Acad. Imper. de St-Pétersbourg. T. XII).

Chez *Pileolaria*, *Aricia fœtida* et *Terebella*, les macromères se multiplient activement avant l'achèvement de l'épibolie. Aussi l'entoderme de ces Annélides est-il représenté par un grand nombre de cellules, tandis que, dans le premier cas, le nombre des cellules entodermiques ne dépasse pas cinq.

Le premier de ces deux types de segmentation peut être assimilé à celui que l'on rencontre chez les Planaires, les Mollusques et les Clepsines.

L'épibolie est-elle due exclusivement à la division des micromères ou bien les macromères y participent-ils aussi? C'est là un point important à trancher; car de cette question dépend la solution de cet autre problème : peut-on considérer les blastomères primitifs comme les ébauches des feuillets embryonnaires? Si l'épibolie s'opérait exclusivement aux dépens des micromères, il en résulterait qu'à partir du moment de la division de l'œuf en quatre micromères et en quatre macromères, les premiers constitueraient déjà à eux seuls l'ébauche de l'ectoderme, et les seconds celle de l'entoderme. Telle est la signification que leur attribue Götte (1). Il soutient que l'ectoderme s'accroît aux dépens des micromères seuls et que les macromères n'interviennent nullement dans la formation de ce feuillet.

Mes propres recherches ne concordent point avec l'opinion de Götte. Chez *Nereis* et *Psygmobranchus*, sur les œufs desquels la segmentation s'observe le mieux, le deutoplasme y étant coloré et le protoplasma incolore, on reconnaît facilement que l'augmentation du nombre des micromères est due non seulement à la division des quatre micromères primitifs, mais

---

(1) GÖTTE, *loc. cit.* I Heft.

aussi à celles des macromères. Pendant toute la durée de la segmentation, les macromères engendrent des cellules formées exclusivement de protoplasme; celles-ci s'unissent aux cellules dérivées des quatre micromères primitifs, pour participer à l'épibolie. Aussi je pense que l'on n'est autorisé à parler de feuillets embryonnaires qu'après la fermeture du blastopore, c'est-à-dire au moment où la formation des cellules protoplasmiques est complètement achevée. Avant ce stade du développement, nous ne pouvons distinguer que des micromères et des macromères.

Comme dans le chapitre " sur le développement de *Branchiobdella* „ j'ai déjà établi un parallèle entre les premiers stades de la segmentation de *Clepsine,* de *Nephelis* et de *Branchiobdella,* comme j'ai déjà indiqué les différences et les ressemblances qui apparaissent, pendant la segmentation, chez ces trois représentants du groupe des Hirudinées, je me bornerai à donner ici trois dessins, qui figurent les trois stades correspondants de la segmentation de ces Hirudinées (fig. 1, 2, 3) (*).

Si l'on compare la segmentation chez ces trois espèces ainsi que le mode de formation de leurs feuillets embryonnaires, on peut déterminer à peu près exactement l'homologie des blastomères. Chez *Clepsine* et *Nephelis,* des quatre macromères, trois seulement interviennent dans la formation de l'entoderme. Le mode de formation de ce feuillet n'est pas tellement différent chez ces deux espèces qu'on ne puisse considérer les trois blastomères entodermiques de *Clepsine* et de *Nephelis* comme des parties homologues entre elles. L'entoderme de

---

(*) Quand j'ai rédigé mes recherches sur le développement de Branchiobdella j'ai commis une erreur en disant que les trois macromères de Nephelis se transformaient exclusivement en neuroblastes (globes vitellins de Robin, grosse Zellen des auteurs allemands). J'ai tâché de réparer cette erreur avant que l'article ne fût imprimé; mais la lettre que j'ai écrite à cet effet à M^r^ Ed Van Beneden ne lui est pas parvenue : Aussi dois-je le faire maintenant. *Les trois macromères de Nephelis ne répondent pas aux neuroblastes de Clepsine, mais bien aux cellules entodermiques de cet animal.*

Clepsine est le produit de la division des portions protoplasmiques des macromères, suspendues dans du deutoplasme qui reste indivis. L'entoderme de *Nephelis* apparaît sous forme de petites cellules entodermiques provenant probablement des macromères (Bütschli). Plus tard ces cellules-filles délimitent la cavité digestive.

Il existe entre le mode de formation de l'entoderme chez *Clepsine* et celui réalisé chez *Nephelis* le même rapport que celui qui existe dans cette même formation chez *Nereis cultrifera* et chez *Psygmobranchus*.

Le gros volume des macromères de *Nephelis* ainsi que leur situation, qui est semblable à celle des neuroblastes de *Clepsine*, ont été la cause pour laquelle on les avait comparés à tort avec ces derniers. Plusieurs embryologistes ont considéré les neuroblastes de *Clepsine* (Colossale Zellen) comme les homologues des globes vitellins (macromères) de *Nephelis*. Chez cette Hirudinée, les trois grosses cellules persistent longtemps au pôle postérieur de l'œuf, tandis que chez *Clepsine*, les trois macromères pénètrent à l'intérieur de l'embryon pour engendrer son entoderme.

J'ai pu me convaincre sur des coupes que j'ai pratiquées à travers des larves de *Nephelis* arrivées à différents stades de leur développement que ces trois cellules ne sont enveloppées par l'ectoderme que relativement tard; elles s'aplatissent dans le cours du développement, mais sont longtemps reconnaissables en dessous de l'ectoderme. D'ailleurs, ce fait a été déjà signalé par Robin et par Bütschli.

La question de l'homologie des globes vitellins de *Nephelis* avec les cellules entodermiques de *Clepsine* étant tranchée, il s'en présente une autre à résoudre.

Ne rencontre-t-on pas chez *Nephelis* des cellules qui correspondent aux grosses cellules de *Clepsine*? Deux publications toutes récentes, traitant, l'une du développement de *Nephelis* (1), l'autre de celui de *Clepsine* (1) nous ont fourni des renseignements précieux, que je ne possédais pas l'an dernier, relativement à la solution de cette question.

---

(1) Bergh. *Uber die Metamorphose von Nephelis.* (Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bl. 41.)

Bergh décrit chez *Nephelis* cinq grosses cellules occupant les extrémités postérieures du germe somatique (Rumpfkeim) et qu'il considère comme donnant naissance aux cinq rangées de cellules qui constituent les germes somatiques (Rumpfkeime). D'après leur situation, ces cinq cellules répondent aux grosses cellules de *Clepsine*, et l'examen des figures 4 et 5 ci-jointes en démontre la complète homologie. D'après Nussbaum, les grosses cellules de *Clepsine*, donnent naissance aux organes génitaux; chez *Nephelis* on ne connaît pas la façon dont elles se comportent. Il se peut que plus tard (chez *Nephelis*, comme chez *Clepsine*) on établisse l'homologie de ces cellules avec le mésoblaste primitif des autres Vers. Leur situation est absolument la même; elles n'en diffèrent que par leur nombre, ce qui d'ailleurs n'est pas une différence essentielle.

Blastopore.

La question de savoir ce que devient le blastopore est encore bien loin d'être élucidée et cependant le nombre des recherches embryologiques augmente de jour en jour et tous les observateurs ont leur attention fixée sur cette question. La majorité des embryogénistes admettent que le blastopore des Annélides devient la bouche. Cependant, cette manière de voir ne s'appuie que sur trois ou quatre observations; et d'autre part un nombre égal d'observations tendent à prouver que le blastopore ne devient nullement cet orifice. Il est difficile d'admettre qu'une telle discordance soit le fait d'observations inexactes; elle indique plutôt une différence dans la marche des phénomènes évolutifs.

---

(1) J. Nussbaum. *Zur Entwickl. der Hirudineen*. (Zoologischer Anzeiger. Bd. 7, p. 169.)

Tous les faits connus jusqu'ici relativement à l'occlusion du blastopore des animaux bilatéraux, démontrent que cet orifice, de forme circulaire à son début, devient plus tard ovalaire, puis se transforme en dernière analyse en une fente longitudinale, dont l'axe coïncide avec l'axe longitudinal du corps. La soudure des lèvres du blastopore s'opère suivant la longueur de cette fente; elle affecte la forme d'une soudure que Götte désigne sous la dénomination de *soudure prostomiale.* Chez les Annélides comme chez les Vertébrés, cette soudure siége à la face neurale du corps. Sa longueur et son volume varient chez les différents Annélides. Comme elle répond à l'axe longitudinal du corps, c'est-à-dire au sillon médullaire des Annélides, ou bien au sillon primitif des Vertébrés, on peut admettre, comme hypothèse, que le sillon médullaire est un vestige de la soudure prostomiale, et que celle-ci, au début de l'évolution, intéresse toute la portion neurale qui est ventrale chez les Annélides et dorsale chez les Vertébrés. Or, malgré sa grande extension, il n'est pas permis de soutenir que, dans cette classe de Vers, l'extrémité antérieure du blastopore se transforme toujours en la bouche.

Pour pouvoir trancher cette question, on ne doit tenir compte que d'observations d'une exactitude rigoureuse. Il arrive fort souvent en effet, que la bouche et l'anus, bien que situés au voisinage immédiat du blastopore ont cependant une origine complètement différente. Aussi, je ne considère la transformation du blastopore en bouche comme incontestablement prouvée, que dans les cas où les modifications que subit cet orifice ont été suivies pas à pas et sur des objets qui se prêtent facilement à l'observation, comme c'est le cas pour *Lumbricus* (Kowalevsky et Kleinenberg) *Ctenodrilus* (Hatschek) et *Polygordius* (Mecznikoff).

Or, si l'on admet que chez les animaux que je viens de citer, la transformation du blastopore en l'ouverture buccale est un fait définitivement acquis, de quelle manière pourra-t-on expliquer que chez d'autres espèces le blastopore ne donne pas naissance à la bouche, ainsi que cela est bien établi pour

Psygmobranchus, Nereis cultrifera, Euaxes et autres? Je reconnais que l'explication de cette différence dans le mode de transformation du blastopore constitue l'un des problèmes les plus difficiles de l'embryogénie moderne. Mais cette question ne sera pas résolue parceque l'on ne tiendra compte que des cas où le blastopore se transforme en bouche, pour en faire une règle générale applicable à tous les Annélides. Chez les Annélides chétopodes que j'ai observés, l'orifice buccal aussi bien que l'anus se forment indépendamment du blastopore. Je ne doute évidemment pas que le blastopore ne se transforme effectivement en bouche chez quelques Annélides; mais je ne puis considérer cette transformation comme une règle générale; elle constitue plutôt un cas exceptionnel, que l'on pourrait expliquer en admettant que le point où se produit l'invagination buccale coïncide avec l'extrémité antérieure du blastopore. Mes propres recherches ainsi que tous les faits fournis par la bibliographie contemporaine m'amènent à la conclusion que le blastopore de certains Annélides, pas plus que celui des Vertébrés ne se transforme ni en bouche ni en anus. Il occupe une position intermédiaire entre les zônes anale et buccale; après son occlusion, il en persiste des traces sous forme d'une gouttière qui intéresse le milieu de la face neurale de ces animaux. La bouche et l'anus qui apparaissent indépendamment du blastopore et qui avoisinent ses extrémités antérieure et postérieure peuvent coïncider accidentellement avec l'une de ces extrémités.

Si nous étudions le mode de transformation et d'occlusion du blastopore chez les Hirudinées, nous rencontrons de nouvelles difficultés. D'abord il y a lieu de se demander quel est l'orifice que l'on peut considérer comme blastopore chez les Hirudinées. Le seul moyen d'arriver à une conclusion sous ce rapport c'est de comparer les stades reculés du développement des Hirudinées avec ceux des autres animaux où l'on observe l'épibolie. Les tous premiers stades de l'évolution des Hirudinées sont extrêmement semblables à ceux des Turbellariés et des Mollusques. Bien que le développement de quelques Hirudinées diffère notablement du type épibolique proprement dit, le développement de *Branchiobdella*, où ces différences sont surtout manifestes, peut être cependant ramené à ce type.

Les particularités caractéristiques signalées relativement à l'apparition et à la forme du blastopore chez différentes Hirudinées sont les suivantes :

C'est chez *Clepsine* que la forme épibolique de la génèse des feuillets embryonnaires s'observe le plus nettement. Dans l'embryon de cette Huridinée trois cellules entodermiques sont enveloppées par des cellules ectodermiques. L'enveloppement débute par le pôle oral; plus tard, les éléments dérivés des cellules ectodermiques enveloppent la face dorsale de l'embryon pour se réunir en dernier lieu à sa face ventrale (fig. 33 et 34 Whitmann. *The Embryology of Clepsine. Quarterly Journ. of micr. Science,* 1878). Dans l'œuf de *Clepsine,* on peut considérer comme représentant le blastopore l'espace délimité par le bord de l'ectoderme, c'est-à-dire ce qui plus tard se transforme en *Keimstreifen* ou bandelettes embryonnaires. A des stades reculés de son développement, la forme du blastopore déterminée par celle qu'affecte le bord libre de l'ectoderme, est circulaire. Plus tard, lorsque les bandelettes embryonnaires progressent vers la face ventrale de l'embryon, le blastopore devient ovalaire, et, à la fin, il ne représente plus qu'une fente longitudinale régnant le long de la face ventrale de l'embryon. En conséquence, la forme du blastopore de *Clepsine* subit toutes les modifications caractéristiques que subit le même organe chez les animaux bilatéraux et la soudure prostomiale se produit à la face neurale de l'embryon.

On a déjà vu que chez *Nephelis* la segmentation est en tous points semblable à celle de *Clepsine.* On y constate le début de l'épibolie. Les quatre cellules ectodermiques se multiplient et les cellules-filles progressent vers le pôle oral de l'embryon, c'est-à-dire dans la direction des trois cellules entodermiques, ou en d'autres termes, dans la direction de l'entoderme primaire, sans cependant envelopper ce dernier. Les cellules entodermiques continuent à constituer une partie de la surface de l'embryon et elles concourent, avec les cellules ectodermiques, à la formation de l'amphiblastula, dont une moitié se trouve délimitée par des cellules ectodermiques et l'autre moitié par les cellules de l'entoderme primaire. (Pl. VIII, fig. 11 et 12, *Bütschli Entwicklungsgeschicht. Beiträge. Zeitschrift für wiss. Zoologie.* Bd. 28.)

A en juger d'après la ressemblance des premiers stades du développement de *Clepsine* et de *Nephelis*, on doit considérer le plan suivant lequel s'opère l'évolution de cette dernière, comme une modification du type de l'évolution réalisé chez *Clepsine,* attendu que, chez *Nephelis,* l'épibolie s'arrête à un moment déterminé et que les cellules entodermiques ne sont pas complètement enveloppées par les cellules ectodermiques. Vers la fin de l'évolution les cellules de l'entoderme primaire pénètrent à l'intérieur de l'embryon, comme on peut s'en convaincre par le dessin de Bütschli (loc. cit. fig. B.); mais ce phénomène n'a rien de commun avec l'occlusion du blastopore.

D'après ce que j'ai pu observer, l'enveloppement des cellules de l'entoderme primaire ne se fait pas régulièrement. L'ectoderme ne s'étend pas graduellement au-dessus des cellules de l'entoderme primaire comme cela s'effectue lors de l'occlusion du blastopore. A la surface de l'entoderme, on voit apparaître de petites cellules qui ne sont pas en continuité de substance avec l'ectoderme, et dont je n'ai pu découvrir l'origine.

Si l'on tient compte de la ressemblance qui existe entre le mode de développement de *Nephelis* et celui de *Clepsine,* chez laquelle le processus de l'épibolie s'est conservé sans subir aucune modification, on doit considérer comme blastopore, chez *Nephelis,* l'espace délimité par le bord de l'ectoderme c'est-à-dire la ligne suivant laquelle l'ectoderme se continue avec les cellules de l'entoderme primaire. La forme de ce blastopore est alors circulaire. Il reste ouvert beaucoup plus longtemps que chez *Clepsine;* en outre son occlusion s'opère d'une manière complètement différente, si toutefois l'on peut considérer le processsus de l'enveloppement définitif de l'entoderme de *Nephelis* comme analogue au processus de l'occlusion du blastopore chez *Clepsine.*

Mais c'est chez *Branchiobdella* que la question du blastopore, présente le plus de difficultés.

Non seulement il y a lieu de se demander ce que l'on doit considérer comme blastopore, mais on peut même douter de son existence. Ce doute est bien permis, si l'on tient compte de la manière tout exceptionnelle, dont se produisent, chez cet animal, la segmentation et la formation des feuillets embryonnaires. Et tout d'abord le lieu de formation des premières cellules, chez *Branchiobdella,* n'est pas le même que chez *Clepsine.* Les premières cellules n'apparaissent pas à la face dorsale ou au pôle oral de l'œuf, comme c'est le cas chez *Nephelis* et *Clepsine* mais bien à sa face ventrale, c'est-à-dire au point même où devrait se trouver le blastopore. De là, les cellules ectodermiques gagnent la face dorsale et recouvrent l'entoderme. Ainsi, si l'on voulait chercher le blastopore de *Branchiobdella* du côté opposé au pôle par lequel débute l'épibolie, on devrait le chercher à la face dorsale. En conséquence, chez *Branchiobdella* le blastopore fait défaut.

Le blastopore des Hirudinées devient-il la bouche de l'animal ou bien cette transformation n'a-t-elle pas lieu? En ce qui concerne *Clepsine,* Whitmann nous fournit une indication en faveur de la transformation de l'extrémité antérieure du blastopore en bouche, il dit : " The mouth invagination is at first continuous by a linear depression with the primitive grove which is formed by the junction of the two germ bands „ (loc. cit. p. 294). Mais, sur le dessin donné par Whitmann, l'on ne voit nullement la " junction „ en question. Mes recherches sur le développement de *Clepsine,* que je n'ai pas encore publiées, parce qu'elles ne sont pas entièrement achevées, ne me permettent pas de me rallier à la conclusion de cet observateur. Chez un embryon de *Clepsine* âgé de 28 heures environ, qui répond à celui que Whitmann a figuré en 37 loc. cit. et où les bandelettes embryonnaires ne se distinguent pas encore extérieurement, le germe, qui siége au pôle germinatif de l'œuf, consiste en deux portions : l'une centrale, que l'on peut considérer comme représentant les futurs lobes céphaliques, l'autre périphérique, représentant la future portion somatique (fig. 6). En arrière, cette dernière est adjacente aux grosses cellules; elle se termine en forme de fourche. Au milieu des lobes céphaliques on distingue une légère invagination qui constitue l'ébauche de l'ouverture buccale (*o*). Cinq heures plus tard, apparaissent les bandelettes germinatives dont les extrémités postérieures sont contigues aux grosses cellules; les extrémités antérieures se réunissent entre elles en arrière des lobes céphaliques. A ce stade (fig. 7), la bouche n'est pas encore réunie avec le blastopore; elle est complètement séparée des bords de cet orifice. Ce fait ressort avec évidence de la situation qu'elle occupe au centre des lobes céphaliques, nettement séparés des autres portions de l'embryon. Quant à ce qui concerne la “ linear depression „ qui, d'après Whitmann, réunit la bouche avec le blastopore, je ne l'ai point distinguée aux deux stades en question. Elle est pourtant reconnaissable à des stades plus avancés; mais elle ne provient que de la modification ultérieure que subit la forme de l'ouverture buccale par suite de la soudure des bandelettes germinatives avec les lobes céphaliques. La forme et la dimension de l'ouverture buccale se modifient beaucoup dans le cours du développement.

Aux stades subséquents, l'ouverture buccale s'accroît notablement et devient cordiforme, ce qui dépend de l'épaississement du bord dorsal des lobes céphaliques (fig. 8); plus tard, elle affecte une forme quadrilatère (fig. 9). Les bandelettes germinatives se replient sous forme d'un demicercle, et leurs extrémités antérieures se rapprochent de la plaque céphalique (fig. 9) pour s'y réunir plus tard. Elles se soudent avec le bord postérieur (ventral) des lobes, où leurs extrémités postèrieures arrondies se réunissent entre elles (fig. 9). La ligne de démarcation, qui sépare ces extrémités, apparaît sous forme d'une gouttière, qui probablement a été considérée par Whitmann comme la “ linear depression „

réunissant l'ouverture buccale avec le " primitive grove. „ La forme rhomboïdale ou plutôt cruciale qu'affecte l'ouverture buccale, dépend de la soudure des bandelettes avec les lobes céphaliques. L'axe transversal de cette croix représente justement ce que Whitmann désigne sous la dénomination de " pharyngialcleft „ fente pharyngienne. La bouche conserve cette forme à peu près jusqu'au moment où se produit la réunion définitive des bandelettes germinatives entre elles (fig. 11). Tout ce qui précède tend à démontrer que la bouche de *Clepsine* se forme indépendamment du blastopore.

Bien que le mode de formation de l'ouverture buccale n'ait pas été soigneusement étudié chez *Nephelis,* on peut conclure de la situation et de la forme du blastopore que chez cette Hirudinée l'ouverture buccale n'affecte non plus aucun rapport avec lui. Le blastopore de *Nephelis* est circulaire, il conserve cette forme jusqu'au moment de l'enveloppement complet des cellules de l'entoderme primitif. En outre, la bouche n'apparaît pas au pôle opposé au blastopore; aucun fait ne confirme par conséquent l'hypothèse d'une réunion possible entre cet orifice et l'ouverture buccale.

Système nerveux.

L'apparition du système nerveux sous forme de deux ébauches indépendantes l'une de l'autre, l'une pour le ganglion céphalique et l'autre pour la chaîne ganglionnaire ventrale, est un fait extrêmement remarquable, que nous offre l'embryogénie des Annélides. Il a d'abord été signalé chez les Hirudinées par Rathke (1) et par Leuckart (2) et plus tard Kleinenberg (3) en fit une description plus détaillée. Bien que ni Rathke ni Leuckart n'aient dessiné le ganglion céphalique des Hirudinées, leur description est si claire, que l'on ne peut guère douter que le développement de cet organe n'ait été soigneusement étudié par les deux célèbres anatomistes allemands. Leuckart décrit l'ébauche du ganglion céphalique et de la commissure cérébrale comme un cordon cellulaire qui, sous la forme d'un arc, se replie autour de la bouche, et qui, au début de sa formation, n'est point réuni avec les ébauches de la chaîne ganglionnaire ventrale. Il est vrai, ni Rathke, ni Leuckart n'ont constaté que la formation du système nerveux s'opère aux dépens de l'ectoderme. Ce fait s'explique parfaitement, étant donné qu'à cette époque on n'avait pas la moindre notion des feuillets embryonnaires des animaux invertébrés.

---

(1) RATHKE. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen*, 1882

(2) LEUCKART. *Die menschlichen Parasiten*, 1883, t. I, p. 705.

(3) KLEINENBERG. *Sullo Sviluppo del Lumbricus trapzeoïdes*, 1878.

L'origine ectodermique du système nerveux des Annélides peut être considérée comme incontestablement établie depuis les belles recherches de Kowalevsky (1). Cet auteur n'avait cependant pas réussi à observer le développement du ganglion céphalique. Cette lacune fut comblée d'une manière éclatante par Kleinenberg qui fit une description détaillée et complète du développement du système nerveux de *Lumbricus trapezoïdes*. Ayant confirmé les recherches de Rathke et de Leuckart, il prouva que le ganglion céphalique provient d'un épaississement de l'ectoderme, complètement indépendant de ceux qui donnent naissance aux ébauches de la chaîne ganglionnaire ventrale. A son tour Götte (2) confirma les recherches de Kleinenberg en ce qui concerne *Nereis*. Aussi l'origine du système nerveux des Annélides aux dépens de deux ébauches complètement indépendantes l'une de l'autre est-elle aujourd'hui un fait définitivement établi. Les recherches de Hatschek (3) sur le développement de *Lumbricus*, de *Criodrilus* et autres sont les seules qui ne concordent pas avec les conclusions des travaux que nous venons de citer. Hatschek soutient que la chaîne ganglionnaire ventrale n'est rien autre chose que le prolongement en arrière des extrémités de la plaque sincipitale. Kleinenberg, à bon droit, a revoqué en doute l'exactitude des premières observations de Hatschek. (*Lumbricus. — Sitzungsberichte der Wiener Academie 1876.*) On ne peut non plus considérer comme concluantes, les recherches plus récentes de cet auteur chez *Criodrilus.* (*Arbeiten aus dem zoologischen Institut zu Wien Bd I, Heft 3.*) Du moins, les figures sur lesquelles Hatschek insiste le plus (fig. 13, 17, *loc. cit.*) sont très peu probantes, attendu que l'on n'y distingue pas la continuité immédiate de la plaque sincipitale avec les plaques médullaires.

---

(1) KOWALEVSKY, *loc. cit.*

(2) GÖTTE. *Untersuchungen zur Entwicklung der Würmer*. Abhandlungen zur Entwickl. der Thiere. 1tes Heft. 1882.

(3) HATSCHEK. *Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden*. Arbeiten aus dem zoolog. Institut der Univ. Wien, Bd. I. Heft III.

» *Beiträge zur Entwicklung und Morphologie der Anneliden*. Sitzungsberichte der Academie der Wissench. in Wien, 1876.

Mes recherches confirment complètement les déductions de Kleinenberg. Dans tous les Annélides que j'ai étudiés, la formation du système nerveux est uniforme. Il apparaît deux ébauches indépendantes l'une de l'autre; la première est représentée par la plaque sincipitale, située dans la région céphalique, la seconde, par les plaques médullaires qui siégent dans la région somatique. Les plaques médullaires sont toujours séparées l'une de l'autre par deux rangées de cellules constituant le fond de la gouttière médullaire. Dans tous les Annélides, à l'exception de *Nereis cultrifera,* ces cellules sont couvertes de cils. Chez la plupart des Annélides la gouttière médullaire est ciliée. C'est ce qui résulte des descriptions de Kowalevsky chez *Euaxes* et *Lumbricus* et de Kleinenberg chez *Lumbricus trapezoïdes.* En outre Claparède et Mecznikoff (1) ont signalé dans les larves de plusieurs Annélides, des cils recouvrant leur face ventrale. Ces cils doivent être considérés comme appartenant à la gouttière médullaire.

Dans les Chétopodes, l'indépendance de ces deux ébauches du système nerveux est plus manifeste que dans les Oligochètes, attendu que, chez eux, la région céphalique est séparée de la région somatique par les couronnes préorale et postorale. Comme en dessous des couronnes ciliaires il n'existe aucune formation ectodermique qui puisse être considérée comme servant d'union entre la plaque sincipitale et les plaques médullaires, l'indépendance complète des deux ébauches du système nerveux peut être considérée comme incontestablement démontrée.

---

(1) CLAPARÈDE et MECZNIKOFF. *Beiträge zur Kenntniss der Entwickl. der Chaetopoden* (Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 19).

Le manière dont le système nerveux se sépare de l'ectoderme est différente pour les diverses espèces d'Annélides que j'ai décrites. Le premier type, que réalisent *Psygmobranchus* et *Pileolaria* est caractérisé en ce que la chaîne ganglionnaire ventrale, qui se forme aux dépens de la couche profonde des plaques médullaires, se sépare de ces dernières à peu près au début de sa formation. Dans les autres Annélides appartenant au second type, la limite entre les ébauches des ganglions et l'ectoderme des plaques médullaires, reste longtemps indistincte. La différentiation des ganglions s'y opère tardivement.

Je suis porté à admettre que c'est ce dernier type de l'évolution du système nerveux que l'on droit considérer comme primitif. Dans l'autre type, l'individualisation du système nerveux est beaucoup plus précoce; de sorte que ce type réalisé chez *Pileolaria* et chez *Psygmobranchus* doit être considéré comme un type à embryogénie condensée comparativement à l'autre.

L'évolution de la chaîne ganglionnaire ventrale de *Psygmobranchus* et de *Pileolaria* est très-intéressante encore sous un autre rapport. On sait que chez *Psygmobranchus* ainsi que dans la plupart des Serpulides, les deux moitiés de la chaîne ganglionnaire ventrale sont notablement écartées l'une de l'autre et peuvent en quelque sorte être comparées aux nerfs latéraux des Némertiens. On invoque toujours ce fait pour prouver l'homologie de la chaîne ganglionnaire ventrale des Annélides avec les nerfs latéraux des Némertiens. On a vu que les phénomènes relatifs à l'évolution du système nerveux de *Psygmobranchus* et de *Pileolaria* ne confirment aucunement cette homologie : Chez *Psygmobranchus protensis* où les deux moitiés de la chaîne ganglionnaire ventrale sont très-distantes l'une de l'autre et les ganglions réunis entre eux par des commissures transversales (1) les mêmes portions à l'état embryonnaire et larvaire ne sont séparées que par deux rangées de cellules de la gouttière médullaire, comme cela s'observe chez les autres Annélides. Cela nous permet de conclure que l'écartement des deux moitiés de la chaîne ganglionnaire ventrale ne représente pas leur rapport primitif mais doit être considéré comme une disposition secondaire, l'état primitif étant caractérisé au contraire par un rapprochement de ses deux moitiés. Ce fait démontre également que l'opinion règnante relativement à l'homologie de la chaîne ganglionnaire ventrale des Annélides avec les nerfs latéraux des Némertiens ne repose que sur des bases bien peu solides.

Ayant étudié l'évolution de toute une série d'Annélides, j'ai naturellement été porté à fixer mon attention sur celle des Némertiens, afin de pouvoir résoudre la question de l'homologie des nerfs latéraux de ces vers avec la chaîne ganglionnaire ventrale des Annélides. Les déductions auxquelles j'ai été amené, en ce qui concerne les Némertiens, s'appliquent aussi aux Turbellariés, attendu que l'homologie des nerfs latéraux de ces deux groupes n'est guère douteuse. Les embryons de *Monopora* (*Borlasia*) *vivipara* se prêtent extrêmement bien à cette étude, aussi m'ont-ils fourni un excellent matériel. Je terminais en ces termes la communication préliminaire, que je fis en 1882, des principaux résultats : “ *Wir müssen annehmen dass die Lateralnerven der Nemertinen nicht den Bauchstrange sondern der Schlundkomissur homolog sind* „ (2). Un an et demi plus tard je constatais avec plaisir que Götte (3), dans sa partie générale sur le développement des vers, confirmait mes déductions Il est vrai qu'il ne mentionnait point mes recherches sur le développement de *Borlasia*, mais il arrivait absolument aux mêmes conclusions relativement aux nerfs latéraux des Némertiens : les commissures latérales de l'anneau oesophagien des Annélides (*Schlundcommissuren*), d'après leur origine et leur situation, sont les homologues aux nerfs latéraux des Turbellariés. Götte appuie sa découverte un peu tardive sur les recherches de Selenka(1) et de Lang(2); mais il ne communique aucun fait nouveau touchant le système nerveux de *Stylochopsis*, dont il venait d'observer le développement. D'après Selenka et Lang les ganglions céphaliques des Turbellariés apparaissent sous forme de deux ébauches séparées qui, beaucoup plus tard, se réunissent entre elles par des commissures cérébrales. Ce mode de formation aurait pu faire naître quelque doute quant à l'homologie de ces ébauches avec la plaque sincipitale des Annélides et des autres animaux. Mais ce doute disparaît aussitôt que l'on se rappelle que les ganglions céphaliques de plusieurs animaux, notamment de quelques Mollusques (*Dentalium* d'après les recherches de Kowalevsky et *Vermetus* d'après les miennes qui vont paraître) apparaissent toujours sous forme de deux ébauches séparées. Je ne crois pas qu'il soit impossible que, dans les Annélides que j'ai observés, les ganglions céphaliques ne se montrent sous forme de deux ébauches paires indépendantes, séparées l'une de l'autre par la cellule sincipitale et que bientôt après leur formation ces deux ébauches ne se réunissent entre elles pour former la plaque sincipitale.

---

(1) CLAPARÈDE. *Annélides Chétopodes*, p. 434.

(2) SALENSKY. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Borlasia vivipara.* Biologisches Centralblatt.

(3) GÖTTE, *loc. cit.* p. 98.

Malgré les découvertes embryologiques de plus en plus nombreuses, démontrant que la chaîne ganglionnaire ventrale et la plaque sincipitale apparaissent sous forme de deux ébauches indépendantes, Hatschek insiste quand même pour faire prévaloir son opinion primitive, d'après laquelle, au début de leur formation, ces deux portions du système nerveux constitueraient un organe continu. Il soutient (1) que les premières ébauches de la chaîne ganglionnaire ventrale chez les Annélides, les Sipunculides et les Mollusques sont représentées par des nerfs longitudinaux logés dans l'ectoderme et qui *indubitablement* (*unzweifelhaft*) se réunissent avec la plaque sincipitale; cela revient à dire que ces nerfs affectent avec la plaque sincipitale les mêmes rapports que les nerfs latéraux affectent avec les ganglions céphaliques chez les Turbellariés et les Némertiens.

---

(1) Selenka. *Zur Entwick der Seeplanarien*. (Zool. studie *H.*)

(2) Lang. *Polycladen* (Fauna u. Flora der Golfes von Neapel).

L'apparition indépendante de chacune de ces parties est considérée par Hatschek comme un processus cénogénétique. Dans un dernier ouvrage il tâche d'expliquer les opinions qui ne concordent pas avec la sienne (celle de Götte, de Kleinenberg et la mienne) en ce qui concerne le développement du système nerveux (2). Il affirme que la commissure cérébrale est fort mince, au moment de son apparition, et dès lors, qu'il est très difficile de la distinguer. Il s'appuie sur ses études récentes sur le développement de la tête de *Polygordius*, chez lequel il fait dériver la commissure cérébrale des deux nerfs latéraux qui partent de la plaque sincipitale, pour se diriger dans la portion postorale de la larve. Pour ma part je ferai à Hatschek les objections suivantes :

1. Ses observations sur la naissance de la commissure cérébrale aux dépens des nerfs latéraux ne sont pas probantes, attendu qu'il a observé des stades avancés du développement et qu'il n'a démontré nulle part que les nerfs latéraux se transforment effectivement en commissures cérébrales.

2. Dans tous les Annélides que j'ai observées, ainsi que dans les Mollusques (*Chiton, Dentalium)* la couronne préorale constitue une véritable cloison séparant la portion antérieure (préorale) de la portion postérieure (postorale) de la trochophore. Les cellules ectodermiques de la couronne s'appliquent

---

(1) HATSCHEK. *Uber Entwicklung von Sipunculus nudus.* (Arbeiten aus d. zool. Instit. Wien, Bd. V.

(2) HATSCHEK *Zur Entwicklung des Kopfes von Polygordius.* (Arb. aus d. zool. Inst. Wien. Bd. VI, Heft I.)

immédiatement contre l'entoderme, de sorte qu'au début de leur évolution, ni le système nerveux, ni le mésoderme de la portion préorale ne sont en continuité de substance avec les organes correspondants de la portion postorale.

3. Dans les embryons de tous les Annélides que j'ai étudiés, on peut suivre pas à pas l'accroissement graduel de la commissure cérébrale qui se présente, non pas sous l'aspect de nerfs très minces ainsi que Hatschek l'affirme pour *Polygordius*, mais sous forme de deux gros prolongements qui s'accroissent d'avant en arrière et qui ne se réunissent avec la chaîne ganglionnaire ventrale qu'après la disparition de la couronne ciliaire.

4. C'est par l'examen des embryons des Mollusques chez lesquels, d'après Hatschek, l'ébauche de la commissure apparaîtrait sous forme de nerfs très minces, qu'il est surtout facile de se convaincre de l'existence de deux ébauches complètement indépendantes l'une de l'autre pour les ganglions céphaliques et pour les ganglions pédieux (ces derniers sont les homologues de la chaîne ganglionnaire ventrale). Ces deux organes ont une origine non seulement indépendante, mais encore différente. Chez *Vermetus*, par exemple, les ganglions céphaliques apparaissent sous forme de deux culs-de-sacs les ganglions pédieux sous la forme de deux épaississements ectodermiques.

La théorie qui soutient l'homologie de la chaîne ganglionnaire ventrale des Annélides et des nerfs latéraux des Turbellariés offre cet avantage qu'elle nous permet non seulement d'imaginer avec beaucoup de facilité et même avec une certaine élégance le mode d'apparition du système nerveux des Annélides et des autres animaux, mais encore de le ramener au type le plus simple de formation du système nerveux, tel que l'anneau nerveux des méduses, comme l'a fait Sedgwick dans sa belle théorie sur la métamérie (1).

---

(1) SEDGWICK. *Origin of metameric segmentation.* (Quarter. Journ. o micr. Sciences, 1884).

En effet, l'on possède aujourd'hui quelques renseignements qui semblent démontrer qu'à un certain stade de leur évolution, il existe chez les Annélides un système nerveux extrêmement semblable à celui des méduses et qui affecte aussi la forme d'un anneau. Ce système nerveux, découvert par Kleinenberg (1) chez *Lepadorhynchus* et observé par Hatschek (2) chez *Pomatocerus* n'affecte aucun rapport ni avec la plaque sincipitale, ni avec les plaques médullaires. Pour ce motif, on ne peut nullement le considérer, comme le prototype du système nerveux des Annélides.

D'ailleurs, en admettant que le système nerveux des Turbellariés proviendrait de l'anneau nerveux des méduses, les difficultés que présente la question de la génèse du système nerveux des Annélides, ne seraient nullement applanies. Si l'on voulait considérer le système nerveux des Turbellariés, chez lesquels la plaque sincipitale et les nerfs latéraux dérivent d'une ébauche commune, comme le prototype du système nerveux des Annélides qui apparait sous la forme de deux ébauches indépendantes on devrait admettre : 1. Que chez les ancêtres turbellariformes des Annélides, l'ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale était réunie avec celle de la plaque sincipitale, 2. que plus tard la chaîne ganglionnaire ventrale aurait été separée de la plaque sincipitale comme c'est le cas dans les larves des Annélides, pour se réunir de nouveau avec elle chez l'adulte.

Mais où donc sont les preuves qu'il s'opère une séparation et une réunion semblables dans le système nerveux des Annélides ? L'embryologie ne possède aucun fait qui confirme la possibilité des modifications qu'implique la théorie de Sedgwick.

Toutes les recherches relatives à l'évolution du système nerveux des Annélides nous autorisent à croire que la chaîne ganglionnaire ventrale est une formation nouvelle qui probablement a existé chez les ancêtres Turbellariformes des Annélides, à une époque très reculée. Cette induction ressort du fait que l'apparition des plaques médullaires est très précoce dans cette classe. On pourrait considérer comme ayant précédé la chaîne ganglionnaire ventrale, une gouttière médullaire, qui, chez ces formes ancestrales, aurait règné le long de la face ventrale.

---

(1) KLEINENBERG. *Sul Origine del Systema nervoso degli Annelidi* (Atti del Reale Academia dei Lincei, 1880-1881).

(2) HATSCHEK. *Arb. des Zool.-Zoot. Inst. in Wien.* Bd. VI. Ub. I.

Je base cette conclusion sur le fait que, chez les Annélides et chez ceux des Mollusques qui présentent un mode de développement analogue de leur système nerveux, la gouttière médullaire apparait avant la formation de la chaîne ganglionnaire ventrale, tandis que les épaississements ectodermiques ou plaques médullaires n'apparaissent que plus tard à droite et à gauche de cette gouttière. Aujourd'hui on connait du reste une forme animale qui, d'après sa structure, répond au stade de l'évolution des Annélides où la gouttière médullaire a déjà apparu, alors que les plaques médullaires font encore défaut. Cette forme c'est le *Dinophilus*, animal extrêmement intéressant en ce sens qu'il réunit à la fois, les traits caractéristiques d'une larve d'Annélide et ceux des Turbellariés adultes.

L'évolution du système nerveux des Hirudinées présente des particularités toute spéciales dont quelques unes constituent des différences essentielles avec ce qui se passe chez les Annélides.

Le système nerveux des Hirudinées comme celui des Annélides se constitue d'une plaque sincipitale et de plaques médullaires.

J'ai déjà fait observer que la présence des deux ébauches du système nerveux a été signalée pour la première fois dans les embryons d'Hirudinées, notamment dans ceux de *Nephelis*, par Rathke et Leuckart. On a vu aussi qu'il existe deux ébauches indépendantes l'une de l'autre dans le système nerveux de *Clepsine* et de *Branchiobdella*. La plaque sincipitale située à la face dorsale des embryons des Hirudinées est incurvée, ses extrémités regardant les plaques médullaires (1); elle ne présente aucune différence essentielle avec la plaque sincipitale des Annélides. Par contre, les plaques médullaires se distinguent par quelques particularités intéressantes, et d'après plusieurs observations, elles semblent se développer différemment dans diverses espèces d'Hirudinées. Chez *Nephelis*, l'évolution de ces organes s'opère à peu près de la même manière que chez les Annélides. Je n'ai pu observer les toutes premières phases de l'évolution du système nerveux de *Nephelis*. Dans les stades où l'embryon affecte la forme d'une bouteille, alors que son extrémité cylindrique est déjà formée et que les bandelettes mésodermiques qui délimitent les plaques médullaires ont apparu, celles-ci consistent en des épaississements ectodermiques séparés l'un de l'autre par une gouttière médullaire formée de deux assises cellulaires. Mais il est bien difficile de ramener au même type le développement du système nerveux de *Branchiobdella* et de *Clepsine*.

Nussbaum (2) a démontré que, chez *Clepsine*, et pour ma part je puis affirmer la même chose quant à *Branchiobdella*, l'ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale est tubiforme ce qui la rend extrêmement semblable à la moëlle épinière des Vertébrés.

Dans *Branchiobdella*, cette ébauche apparait sous forme de deux bourrelets, séparés l'un de l'autre au début par une gouttière profonde qui se réduit au fur et à mesure que les bourrelets se rapprochent; ils finissent par ne plus former qu'un seul épaississement, au milieu duquel se voit une lumière, ce qui donne à l'ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale l'aspect d'un tube.

---

(1) *Les dernières recherches de Bergh* (Zoologischer Anzeiger *et* Zeitschrift f. wiss. Zoologie) *expliquent tous les phénomènes embryogéniques signalés chez les Hirudinées tout autrement qu'on ne l'a fait jusqu'ici. Quant à mes observations sur le développement de Nephelis, bien qu'incomplètes, elles ne sont pas inconciliables avec les conclusions de Bergh.*

(2) *Zoologischer Anzeiger 1884.*

Ce mode de formation du système nerveux de *Branchiobdella,* est complètement semblable à celui de la moëlle épinière de quelques poissons osseux.

Chez *Clepsine,* l'évolution de la chaîne ganglionnare ventrale est encore plus remarquable. D'après Nussbaum, l'ébauche de cet organe apparait sous la forme d'un épaississement ectodermique unique. Plus tard, ses bords droit et gauche se soulèvent en des replis et se réunissent pour constituer un tube qui, dans la suite, se sépare de l'ectoderme, tout comme la moëlle épinière des vertébrés.

De ces deux modes de développement du système nerveux, celui qui est réalisé chez *Branchiobdella* se rapproche le plus de ce qui se voit chez les Annélides. Dans l'ébauche de sa chaîne ganglionnaire ventrale se rencontrent absolument les mêmes parties que l'on distingue dans celle des Annélides : ce sont les plaques médullaires et la gouttière médullaire. A certains stades du développement de *Branchiobdella,* la gouttière médullaire consiste en deux rangées de cellules dépourvues de cils. Le même fait s'observe aussi chez quelques Annélides : c'est le cas notamment chez *Nereis cultrifera,* où les cellules de la gouttière médullaire sont dépourvues de cils vibratiles.

L'apparition d'une lumière au milieu de l'ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale constitue déjà un falt caractéristique de l'évolution du système nerveux de cette Hirudinée. Cette lumière se montre immédiatement au-dessous des cellules de la gouttière. Elle sépare l'ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale des cellules de la gouttière médullaire, lesquelles se transforment ultérieurement en cellules épidermiques. En conséquence, c'est par l'apparition de cette lumière que débute la séparation du système nerveux d'avec l'ectoderme.

L'existence de cette cavité chez *Branchiobdella* peut s'expliquer par la réunion précoce des deux plaques médullaires pour ne constituer alors qu'une seule plaque axiale. De ce fait il résulte encore que les cellules de la gouttière ne sont pas interposées entre les deux plaques médullaires, mais se logent au-dessous des deux plaques réunies. Aussi la séparation des plaques médullaires ou, ce qui revient au même, de l'ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale d'avec l'ectoderme, s'opère-t-elle d'une autre façon que chez les Annélides.

En proposant cette explication qui permet de ramener à un méme type, l'évolution de la chaîne ganglionnaire ventrale de *Branchiobdella* et le développement du système nerveux des Annélides je n'entends nier en aucune façon la similitude entre l'évolution du système nerveux de *Branchiobdella* et celle de la moëlle épinière des vertébrés.

Mésoderme.

Le mésoderme des Annélides que j'ai observés, se constitue de deux parties, des bandelettes mésodermiques ou mésoderme somatique, et du mésoderme céphalique. Kleinenberg (1) qui, le premier, distingua ces deux parties du mésoderme chez *Lumbricus trapezoïdes*, considère le mésoderme céphalique comme la continuation immédiate des bandelettes mésodermiques; aussi l'appelle-t-il “ *porzione cephalica delle note germinative.* „ Dans les différentes espèces d'Annélides sur lesquelles ont porté mes observations, les rapports entre le mésoderme céphalique et le mésoderme somatique varient notablement. Ce n'est que dans *Nereis cultrifera* et dans *Pileolaria* (voyez Archives de Biologie t. III, p. 575) que le mésoderme céphalique semble être effectivement la continuation immédiate des bandelettes mésodermiques. Par contre dans *Terebella* et *Aricia* le mésoderme céphalique nait non seulement indépendamment des bandelettes mésodermiques mais encore constitue une formation impaire. Le même fait se présente dans *Psygmobranchus*, où j'ai réussi à observer les tout premiers stades de l'évolution du mésoderme. Il se peut aussi que les toutes premières phases du développement du mésoderme céphalique dans *Nereis* et *Pileolaria* m'aient échappé et qu'ici aussi, le mésoderme céphalique soit indépendant à son origine, des bandelettes mésodermiques comme chez *Aricia*, *Terebella* et *Psygmobranchus.*

---

(1) KLEINENBERG. *Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoïdes.*

L'indépendance du mésoderme céphalique dans les trois dernières espèces ressort de la formation de la cavité céphalique. Bien que celle-ci se réunisse par la suite avec le cœlome de la région somatique, elle en diffère néanmoins par sa forme et par le moment de son apparition. La cavité céphalique de *Terebella* et d'*Aricia* apparaît avant la formation du cœlome, sous forme d'une cavité impaire, située en dessous de la plaque sincipitale. Quant au cœlome somatique, on a vu qu'il apparaît sous la forme de deux cavités paires, qui, au cours du développement, se réunissent entre elles. Dans *Nereis cultrifera,* où le mésoderme céphalique est plus faiblement développé que chez les autres Annélides, je n'ai pu découvrir la cavité céphalique, alors même que le cœlome somatique était déjà formé.

Le fait que la cavité céphalique des Annélides que j'ai étudiés apparaît avant la formation du cœlome somatique concorde complètement avec les observations de Kleinenberg sur *Lumbricus trapezoïdes.* D'après cet auteur, la cavité céphalique de cet Annélide apparaît avant la formation des autres portions du cœlome; mais elle nait non pas comme une cavité impaire, mais sous forme de deux cavités paires qui séparent le mésoderme céphalique en une lame somatique et une lame splanchnique. La première de ces lames donne naissance aux muscles, la seconde enveloppe la portion œsophagienne du canal digestif. La splanchnopleure et la somatopleure céphaliques répondent absolument aux mêmes portions de la région somatique. Aussi, dans le cours du développement, la limite entre le mésoderme céphalique et le mésoderme somatique disparaît-elle complètement.

Eu égard 1) à l'identité des dérivés du mésoderme céphalique avec ceux du mésoderme somatique et 2) à la présence dans le mésoderme céphalique d'une cavité unique tantôt paire, tantôt impaire, on est naturellement porté à conclure que le mésoderme céphalique répond à un segment unique du mésoderme somatique.

L'origine des bandelettes mésodermiques. Dans un des chapitres précédents (voyez le développement de *Nereis cultrifera*) j'ai déjà fait remarquer qu'il existait deux opinions différentes concernant l'origine du mésoderme des Annélides. En premier lieu Kowalevsky, Hatschek et Götte ont admis que le mésoderme somatique nait aux dépens des deux grosses cellules (mésoblastes primitifs), qui apparaissent ou bien pendant la segmentation *(Euaxes, Nereis)*, ou bien au stade Gastrula *(Lumbricus)*. D'après la seconde opinion (celle de Kleinenberg) le rôle des mésoblastes primitifs serait secondaire, et le mésoderme dériverait d'épaississements ectodermiques. Les trois premiers auteurs basent leurs conclusions sur les recherches de Kowalevsky concernant le développement du mésoderme chez *Lumbricus*, recherches qui jusqu'ici sont les plus complètes et les plus concluantes. Kowalevsky a observé chez *Lumbricus* que les mésoblastes primitifs se divisent en trois cellules qui, par la suite, donnent naissance aux bandelettes mésodermiques (1). Hatschek et Götte, qui comptent parmi les défenseurs les plus ardents de la théorie de l'origine du mésoderme aux dépens des mésoblastes primitifs, s'appuient principalement sur le lien qui existe entre les mésoblastes primitifs et les bandelettes mésodermiques; mais aucun de ces auteurs n'a suivi de proche en proche la formation des bandelettes mésodermiques aux dépens des mésoblastes primitifs. Si le lien anatomique qui existe entre ces deux formations peut être considéré comme un lien génétique, comme l'affirment Götte et Hatschek, il est toutefois nécessaire de prouver que les bandelettes mésodermiques sont bien le produit de la division des mésoblastes primitifs. Avant que cette preuve ne soit faite on ne peut non plus admettre à priori la valeur que Götte et Hatschek attribuent aux mésoblastes primitifs.

---

(1) KOWALEVSKY. *Studien an Würmern und Arthropoden* (voyez le développement de Lumbricus).

La théorie de Kleinenberg (1) sur l'origine ectodermique des bandelettes mésodermiques est beaucoup plus admissible. Sans nier la possibilité que les bandelettes mésodermiques dérivent des mésoblastes primitifs, Kleinenberg suppose que ces derniers donnent naissance seulement à une certaine portion des bandelettes mésodermiques, dont la plus grande partie provient de l'ectoderme. C'est le rapport immédiat qu'affectent les bandelettes mésodermiques avec l'ectoderme, aux stades les plus reculés de leur développement, qui constitue le meilleur argument en faveur de leur orgine ectodermique. Les connexions de ces parties sont si intimes qu'au début de l'évolution il est très difficile de tracer une ligne de démarcation entre l'ectoderme et les bandelettes mésodermiques; et comme ces dernières apparaissent sous forme de deux épaississements de l'ectoderme, on est certes en droit de conclure qu'elles en dérivent.

Mes recherches relatives au développement des bandelettes mésodermiques chez *Nereis cultrifera* et chez les autres Annélides confirment l'opinion de Kleinenberg. Partout où j'ai réussi à observer les jeunes stades de l'évolution du mésoderme somatique, ce feuillet, à son début, consistait en un épaississement ectodermique qui, sous forme de deux bandelettes, règne suivant l'axe longitudinal du corps; ce n'est que dans le cours du développement qu'il se sépare de l'ectoderme.

J'ai pu observer, dans les embryons de *Psygmobranchus* et de *Nereis* deux grosses cellules situées à l'extrémité postérieure du corps. D'après leur situation, ces cellules répondent aux mésoblastes primitifs décrits par Götte dans *Nereis Dumerilii*. Dans *Psygmobranchus,* après l'occlusion du blastopore, au point même où se trouvaient ces mésoblastes primitifs, on remarque deux amas cellulaires consistant chacun en trois cellules et occupant la place qu'occupent plus tard les bandelettes mésodermiques. Je n'ai pas réussi à observer sur des coupes l'évolution ultérieure du mésoderme de *Psygmobranchus;* sur le vivant, la chose est tout-à-fait impossible. Il en résulte que je ne peux faire connaître le rôle que jouent les mésoblastes primitifs dans la formation du mésoderme de cet Annélide. En ce qui concerne *Nereis cultrifera*, où la formation des bandelettes mésodermiques peut être suivie avec plus de facilité, je me suis convaincu qu'elles proviennent exclusivement de l'ectoderme. Les mésoblastes primitifs, nettement distincts avant l'occlusion du blastopore, ne sont plus reconnaissables, une fois que cet orifice a disparu.

---

(1) **Kleinenberg**, *loc. cit.*

Le mésoderme des Annélides que j'ai étudiés consiste exclusivement en bandelettes mésodermiques et en mésoderme céphalique. A part ces deux parties, je n'ai pu découvrir, aux stades les plus reculés du développement, aucun élément qui eût pu être considéré comme appartenant au mésoderme. Or, ce fait n'est pas commun à tous les Annélides. D'après certains auteurs, il existe, dans les embryons de quelques Annélides, avant l'apparition des bandelettes mésodermiques, un mésoderme complètement indépendant de ces dernières et qui affecte aussi une forme différente.

D'après Kleinenberg (1) dans les larves de *Lepadorhynchus* une mince membrane cellulaire apparaît entre l'entoderme et l'ectoderme avant la formation des bandelettes mésodermiques; elle représente le mésoderme, et, eu égard à son apparition précoce, elle peut être appelée mésoderme primitif. Répond-elle au mésenchyme des autres animaux ou bien représente-t-elle une forme différente du mésoderme? C'est une question difficile à trancher, attendu que cette forme n'a été observée jusqu'ici que chez *Lepadorhynchus* parmi tous les Annélides.

---

(1) KLEINENBERG. *Sull origine del systema nervoso centrale degli Annelidi.* (Reale Academia dei Lincei. T. X, 1880).

Il se peut que des études plus minutieuses des stades reculés du développement de différents Annélides, démontreront que ce mésoderme primitif est plus répandu chez les Annélides qu'on ne le suppose actuellement. La chose est d'autant plus probable que, dans *Echiurus* (1), dont la larve représente une trochophore éminemment semblable à celle des Annélides, le mésoderme primitif existe sous une forme plus nettement accusée que dans *Lepadorhynchus* Il y constitue une membrane nettement distincte, contiguë à l'entoderme et constituée par des cellules aplaties. D'après Hatschek (2), cette membrane serait formée par des cellules primitivement disséminées, mais se réunissant par la suite pour lui donner naissance.

Nos connaissances actuelles au sujet du mésoderme primitif sont si incomplètes que l'on ne peut même aborder la question de l'homologie de cette formation avec les autres formes du mésoderme. On ne sait absolument rien ni de sa génèse ni de la manière dont elle se comporte. Aussi serait-il à désirer que l'on possédât quelques données, au moins sur le rapport qu'affecte le mésoderme primitif avec les bandelettes mésodermiques et leurs dérivés. C'est là un point qui malheureusement a été négligé par tous les auteurs contemporains.

Différentiation des bandelettes mésodermiques. Le plan général suivant lequel s'opère la différentiation des bandelettes mésodermiques fut tracé par Kowalevsky dans son travail sur le développement des Oligochètes. Les recherches ultérieures et principalement celles de Hatschek confirment complètement l'opinion de Kowalevsky. En ce qui concerne mes recherches sur les Annélides elles concordent complètement avec celles de Kowalevsky et ne diffèrent de celles de Hatschek que par quelques détails. Dans tous les Annélides que j'ai étudiés les bandelettes mésodermiques, situées au début à droite et à gauche de la ligne médio-ventrale, progressent à la fois vers les faces dorsale et ventrale. En s'épaississant des deux côtés de la ligne médio-ventrale, elles y constituent les plaques musculaires composées d'un nombre restreint de cellules volumineuses. Les portions des bandelettes mésodermiques qui n'ont pas été employées à la formation des plaques musculaires, constituent les plaques latérales, qui se délaminent au cours du développement pour se transformer en somatopleure et en splanchnopleure. La somatopleure donne naissance aux muscles dorsaux et la splanchnopleure enveloppe le canal digestif et engendre les vaisseaux intestinaux.

---

(1) SALENSKY. *Uber die Metamorphose des Echiurus* (Morph. Jahrbuch, Bd. 2).

(2) HATSCHEK. *Uber Entwicklungsgeschichte von Echiurus.* (Arbeiten aus dem Zoolog. Institute d. Un. Wien. T. III, 1tes Heft).

Le phénomène le plus important à signaler dans la génèse du mésoderme des Annélides, c'est l'ordre suivant lequel apparaissent leurs muscles. Les muscles qui se montrent en premier lieu dans les Annélides sont les muscles longitudinaux et les muscles obliques. Ces muscles se trouvent chez tous les Archiannélides, notamment chez *Polygordius* (1), chez *Protodrilus* (2) et chez *Histriodrilus* (3). *Saccocirrhus* (4), qui présente beaucoup de traits de ressemblance avec *Polygordius,* mais qui néanmoins est un Chétopode, attendu que ses pieds sont pourvus de soies, a déjà les muscles plus développés. Dans cet Annélide, outre les muscles longitudinaux, on distingue une mince couche de muscles circulaires. *Saccocirrhus* est considéré à bon droit comme une forme primitive parmi les Chétopodes; d'après sa structure, il affecte des rapports intéressants avec le développement des autres Annélides. Ses pieds sont surtout remarquables à ce point de vue là. Dans les chapitres précédents j'ai tâché de démontrer que les parapodes des Annélides apparaissent sous la forme de tubercules simples qui par la suite se subdivisent en deux portions.

---

(1) ULIANIN. *Observations sur les Polygordius du golfe de Sébastopol.* Bulletin de la société impériale des sciences à Moscou (texte russe).

PERRIER *décrit dans l'espèce Polygordus Villoti, découverte par lui, des muscles circulaires; mais sa description est si brève qu'elle ne peut être considérée comme suffisamment explicite pour faire admettre le fait qu'il annonce.* (Comptes-rendus, 1875, p. 1101).

(2) HATSCHEK. *Protodrilus Leuckartii.* (Arbeiten der zool. Inst. zu Wien. T. III. Heft 1.)

(3) FOETTINGER. *Rech. sur Histriobdella Homari.* (Arch. de Biolog. T. V).

(4) MARION et BOBRETZKY. *Études sur les Annélides du golfe de Marseille.* (Bibliothèque de l'école des hautes études T. III., 1875).

Dans *Terebella,* les tubercules ne se subdivisent pas et conservent leur position dorsale. Aussi ai-je tâché d'établir. 1) Que les pieds de *Terebella* correspondent au tubercule pédieux primitif des autres Annélides, non encore subdivisé en deux tubercules, et 2) que les bourrelets ventraux de *Terebella* ne sont pas homologues aux pieds des autres Annélides. Le tubercule primitif se rencontre aussi dans *Saccocirrhus* où, à chaque côté des segments, on distingue un seul tubercule et non pas deux. Si *Saccocirrhus* représente effectivement une forme primitive parmi les Chétopodes, la présence d'un seul tubercule sur chaque segment de son corps confirme mon hypothèse quant aux pieds de *Terebella.*

Formation des vaisseaux sanguins. C'est à peine s'il existe dans les animaux vertébrés un système d'organes dont le développement ait été aussi peu étudié que celui du système vasculaire. Pour la majorité des invertébrés, on ne possède que des descriptions du système vasculaire de l'adulte ou de l'animal à peu près développé. Les rapports que les ébauches des vaisseaux sanguins et celle du cœur affectent avec les feuillets embryonnaires et le cœlome n'ont été étudiés soigneusement pour ainsi dire chez aucun type. Il en résulte que les déductions relatives aux vaisseaux lymphatiques et à leur forme primitive se basent principalement, si non exclusivement, sur des faits fournis par l'anatomie comparée. Or, le système vasculaire définitivement constitué est si peu semblable à sa forme primitive, il affecte tant de rapports avec les autres organes, rapports qui se sont établis dans le cours de son évolution, que c'est à peine si les données de l'anatomie comparée seule peuvent servir de base solide aux déductions générales concernant l'évolution du système vasculaire et sa valeur morphologique.

En ce qui regarde le développement des vaisseaux sanguins des Annélides on possède des recherches de Kowalevsky (1) et de Vejdovsky (2). D'après Kowalevsky, l'ébauche des vaisseaux sanguins apparaît sous forme d'amas cellulaires compacts dans lesquels se creuse une lumière au cours du développement. Le vaisseau dorsal de *Lumbricus*, d'après les recherches des deux auteurs que nous venons de citer, dérive de la réunion de deux vaisseaux primitifs.

On a déjà vu, par la description que j'ai donnée des vaisseaux sanguins de *Terebella*, que les résultats auxquels je suis parvenu ne confirment ni les observations de Kowalevsky, ni celle de Vejdovsky. Le système vasculaire de *Psygmobranchus* et de *Terebella* débute par la formation du sinus intestinal, cavité qui siége entre l'épithélium du canal digestif et la splanchnopleure. Cette cavité est le point de départ des vaisseaux sanguins, qui apparaissent comme des prolongements de cette cavité. Ces canaux restent réunis encore pendant longtemps avec le sinus intestinal. En conséquence les ébauches des vaisseaux sanguins revêtent dès leur début, non pas la forme d'une masse cellulaire compacte, mais celle d'un canal creux, dont la lumière n'affecte aucun rapport avec le cœlome.

La majorité des morphologistes contemporains considèrent le cœlome comme le point de départ des systèmes lymphatique et sanguin. Cette opinion a été nettement formulée par Haeckel (3) et par Ray Lankester. Haeckel dit : “ *Die wahre Leibeshöhle oder der Cœlom ist geradezu als der erste Anfang des Gefässensystem zu betrachten.* „ Le cœlome serait rempli d'un liquide qui filtre à travers les parois du canal digestif. Ce liquide représenterait à la fois le sang et la lymphe. (*Hæmatochylus de Haeckel.*) Avec beaucoup de raison, Haeckel désigne ce système sous le nom de *Hæmatochylussystem* et suppose que, dans la suite, il se différencie en deux systèmes distincts : le système sanguin et le système lymphatique.

---

(1) KOWALEVSKY. *Entwicklung der Würmer und Arthropoden*

(2) VEJDOVSKY. *Sitzungsberichte der böhmischen Geselschaft der Wissenchaften, 1879.* System und Morphologie der Oligocheten, 1884.

(3) HAECKEL. *Die Gastreatheorie, die phylogenetische Classification, etc.* (Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII)

La manière de voir de Ray Lankester (1) concorde complètement avec celle de Haeckel et l'on peut considérer à bon droit ces deux opinions comme généralement admises.

Les frères Hertwig (2) envisagent d'une autre façon, plus juste à mon avis, la génèse du système vasculaire. Ils soutiennent que les vaisseaux sanguins se forment indépendamment du cœlome (p. 84). D'après ces deux auteurs, le système vasculaire dérive exclusivement du mésenchyme, aussi fait-il défaut chez tous les animaux dépourvus de mésenchyme. Comme preuve principale à l'appui de leur théorie, ils invoquent le mode de formation des vaisseaux sanguins et lymphatiques chez les Vertébrés, où ces vaisseaux apparaissent sous forme de lacunes creusées dans le mésenchyme de la splanchnopleure. A cet argument, on peut objecter que la forme sous laquelle apparaît le système vasculaire chez les Vertébrés doit être une forme cénogénétique, modifiée, et doit résulter d'une accélération du développement. Pour permettre de trancher la question de l'origine des vaisseaux sanguins, on ne doit pas recourir à l'étude du développement de formes aussi hautement organisées que le sont les Vertébrés supérieurs, car l'on risque d'y trouver les formes primitives extrêmement modifiées.

Quelque différentes que soient les opinions de Haeckel et des frères Hertwig, tous ces auteurs s'accordent à reconnaître aux vaisseaux sanguins et lymphatiques une origine commune. Mais les Hertwig soutiennent que le système vasculaire ainsi que le système lymphatique naissent indépendamment du cœlome aux dépens des interstices du mésenchyme. Ils disent : “ *Morphologisch ist es unrichtig die Leibeshöhle zu den grossen Lymphräumen zu rechnen* „ (p. 85, loc. cit.).

---

(1) RAY LANKESTER. *On the primitive Cell-layers of the embryo, etc.* Annals and Magazine of Natural History. Vol. X.

(2) *R. und O. Hertwig. Die Cœlomtheorie*, p. 80, 88.

Les rapports qui existent entre le cœlome et les vaisseaux lymphatiques des Vertébrés sont considérés par eux comme une disposition secondaire (p. 85, loc. cit.).

Malheureusement jusqu'ici, on ne possède que peu de données sur la formation des vaisseaux lymphatiques. On en sait encore moins en ce qui concerne l'évolution des orifices par lesquels les vaisseaux lymphatiques débouchent dans le cœlome. Il en résulte évidemment que l'on ne peut prouver incontestablement la naissance du système lymphatique aux dépens du cœlome. Cependant, il est un fait que l'on ne peut nier et qui dans la question a une grande valeur c'est que le cœlome des animaux inférieurs (invertébrés) est rempli d'un liquide extrêmement semblable à la lymphe et que, en conséquence, il joue le rôle de cavité lymphatique. Aussi, est-il bien probable que le système lymphatique des animaux supérieurs n'est qu'une portion du cœlome, génétiquement parlant.

Les faits relatifs au développement des vaisseaux sanguins, que j'ai communiqués dans un des chapitres précédents, démontrent que dans le corps des larves des Annélides, avant l'apparition des vaisseaux sanguins, il existe deux cavités, ce sont : 1° Le cœlome délimité par les deux lames du mésoderme et rempli d'un liquide qui tient des cellules en suspension et 2° le sinus intestinal dépourvu de tout élément cellulaire. Ce dernier donne naissance aux vaisseaux sanguins et peut être considéré comme le prototype du système sanguin. On ne pourrait en effet imaginer un organe plus simplement organisé que ne l'est cette cavité, qui circonscrit le canal digestif et qui renferme tous les liquides nutritifs qui filtrent à travers l'épithélium de ce canal.

Quant au liquide qui remplit le cœlome, il diffère du sang au point de vue morphologique et l'on est en droit de croire qu'il en diffère aussi au point de vue chimique. La différence morphologique seule et les rapports que le cœlome affecte avec le sinus intestinal et les vaisseaux sanguins sont déjà suffisants pour déterminer la signification du cœlome et du liquide qui le remplit. On sait que, chez plusieurs Vertébrés, les vaisseaux sanguins sont entourés par des cavités lymphatiques et baignés par la lymphe dans toute leur longueur. La plus étendue de ces cavités est certainement le péricarde, dont l'origine aux dépens du cœlome peut être considérée dès à présent comme incontestablement prouvée. Les rapports que les vaisseaux sanguins des Annélides affectent avec le cœlome sont en tous points semblables aux rapports que ces organes présentent avec les cavités lymphatiques chez les Vertébrés. Le cœlome n'est en définitive qu'une grande cavité remplie de lymphe qui baigne les vaisseaux sanguins. Cette manière de voir n'est pas nouvelle; il y a longtemps que le cœlome a été regardé comme une cavité remplie de liquide lymphatique; mais il a été et il est encore aujourd'hui considéré comme une ébauche commune des cavités lymphatiques et sanguines. Cette opinion n'est cependant pas confirmée par les découvertes embryologiques; elles démontrent, au contraire, que le système sanguin a une origine indépendante du système lymphatique. En outre chacun de ces systèmes est important sous un autre rapport. C'est à Bütschli (1) que revient l'honneur d'avoir posé des principes généraux très-intéressants au sujet du système circulatoire. En 1878, se basant sur des considérations purement théoriques, il en arriva à conclure que le système sanguin n'est qu'un reste du blastocèle. Et, en effet, si nous considérons le sinus intestinal comme le prototype du système sanguin, l'hypothèse de Bütschli se confirme par les faits embryologiques.

Pour ma part, je partage complètement les vues de Bütschli, et m'appuyant sur les considérations mentionnées plus haut, je suis disposé à les étendre davantage. Je crois que les deux cavités signalées chez les animaux à l'état embryonnaire, c'est-à-dire la cavité primitive, le blastocèle, et la cavité secondaire, le cœlome, représentent les prototypes des deux systèmes vasculaires qui existent dans le corps des animaux. Si le blastocèle représente le système sanguin primitif, le cœlome doit être considéré comme le système lymphatique primitif. Bütschli agit avec beaucoup de prudence en ne faisant pas valoir son hypothèse pour tous les métazoaires. Nos connaissances relatives au développement du système circulatoire dans la plupart des animaux sont si insuffisantes, qu'il serait réellement téméraire d'étendre l'hypothèse de Bütschli à la génèse du système vasculaire de tous les animaux. Ce serait d'autant plus difficile que le système sanguin des Arthropodes et des Mollusques affecte des rapports intimes avec le cœlome, ou en d'autres termes, avec le système lymphatique. Dans ces animaux il existe certainement plus qu'un simple système de vaisseaux sanguins, et il faut admettre chez eux la présence d'un système hœmolymphatique. D'autre part, il est éminemment probable que les communications entre les vaisseaux sanguins et le cœlome constituent une disposition secondaire. Mais, comme en somme nous possédons très peu de données relativement au prototype des vaisseaux sanguins primitifs, ainsi qu'à leurs rapports primitifs avec le cœlome, chez les Arthropodes et les Mollusques, nous ne serons autorisés à formuler des conclusions générales que quand de nouvelles recherches embryologiques auront fait connaître un nombre plus considérable de faits.

---

(1) BÜTSCHLI. *Ueber eine Hypothese bezugl. der phylogen. Herleitung der Blutgefässaparat, etc.* (Morph Jahrbuch T. VIII)

Entoderme.

Tous les faits que j'ai mentionnés relativement à la segmentation de l'œuf des Annélides, tendent à démontrer que leur entoderme n'apparaît qu'après l'achèvement de l'épibolie. Jusqu'à ce moment, les macromères constituent des cellules mixtes qui donnent naissance d'une part à de petites cellules qui interviennent dans la formation de l'ectoderme et d'autre part à l'entoderme proprement dit. Ce n'est que, quand l'épibolie est achevée, que l'on peut désigner les cellules internes réduites provenant des macromères primitifs sous le nom de cellules entodermiques. Le nombre des macromères employés à la formation de l'entoderme est différent chez les divers Annélides que j'ai étudiés. Il en résulte certaines particularités dans la différentiation ultérieure de l'ectoderme et dans la formation du canal digestif. Sous ce rapport, on peut subdiviser les Annélides que j'ai observés en deux et même en trois catégories.

1. Les macromères se divisent activement pendant la segmentation, de telle manière, qu'au moment où l'épibolie est complète, l'entoderme consiste en un grand nombre de cellules. (*Pileolaria, Aricia, Terebella.*)

2. Les quatre macromères primitifs ne se divisent point avant l'achèvement de l'épibolie (1). Il en résulte que l'entoderme primitif consiste en quatre ou cinq cellules, dont le deutoplasma est complètement séparé du protoplasma (*Psygmobranchus, Nereis*). La multiplication des cellules de l'entoderme primitif peut s'opérer de deux manières différentes : *a*) Ces cellules ne se divisent pas complètement : seules leurs portions protoplasmiques dirigées vers le centre de l'œuf et leurs noyaux se segmentent; les portions protoplasmiques des macromères, bien que devenues libres restent longtemps réunies entre elles; elles constituent l'entoderme secondaire (*Nereis cultrifera*); *b*) les cellules de l'entoderme primitif, situées à la face ventrale de l'embryon, donnent naissance à de petites cellules protoplasmiques (entoderme secondaire), qui constituent l'ébauche des parois ventrales de l'estomac, de l'œsophage et du rectum, les cinq grosses cellules elles-mêmes constituant la paroi dorsale de l'entoderme (*Psygmobranchus*).

En comparant ces différents modes de formation de l'entoderme, il devient évident que la différence consiste principalement dans le mode de division des macromères qui constituent l'ébauche de l'entoderme. Les macromères de tous les Annélides se divisent soit avant soit après l'achèvement de l'épibolie. Mais la forme que revêt leur division dans les trois cas est différente. Dans *Pileolaria*, *Aricia* et *Terebella* les cellules entodermiques se divisent complètement; dans *Psygmobranchus* et *Nereis*, leur portion protoplasmique seule se divise, tandis que le deutoplasma reste indivis.

---

(1) Il est fait naturellement abstraction des portions protoplasmiques des macromères qui sont employées à la formation de l'ectoderme.

Comment expliquer ces différences? Cette question est facile à trancher, si l'on compare la structure des cellules entodermiques de *Pileolaria*, d'*Aricia* et de *Terebella* avec celle de *Nereis* et *Psygmobranchus* Dans les embryons des premières espèces le deutoplasma, sous forme de petits corpuscules lécytiques, est réparti uniformément dans tout le protoplasma; par contre, dans les embryons des autres espèces, le deutoplasma envahit à peu près tout le corps cellulaire et le protoplasma s'amasse à l'un des pôles. Comme la division de la cellule intéresse exclusivement le protoplasma et que le deutoplasma ne joue qu'un rôle passif, il est évident que la dissémination du deutoplasma doit entraîner une division complète de la cellule, ce qui effectivement se produit dans *Pileolaria*, *Terebella* et *Aricia*. Par contre si le protoplasma est séparé du deutoplasma, l'on doit évidemment s'attendre à une division incomplète de la cellule ou, en d'autres termes, à la division de sa portion protoplasmique seule, comme cela s'effectue dans *Nereis* et *Psygmobranchus*.

La différence qui s'observe dans la division des cellules entodermiques des Annélides de la première et de la seconde catégorie est comparable à la différence, qui existe entre la segmentation totale et la segmentation partielle du vitellus. La division des cellules entodermiques de *Pileolaria*, d'*Aricia* et de *Terebella* répond à la segmentation totale; celle des cellules de *Psygmobranchus* et de *Nereis* à la segmentation partielle. Les causes dont dépendent les différents modes de division des cellules entodermiques sont absolument les mêmes que celles qui déterminent la segmentation totale ou partielle, c'est-à-dire la quantité plus ou moins considérable d'éléments nutritifs accumulés dans les cellules et la séparation plus ou moins complète du protoplasma d'avec la portion deutoplasmique de la cellule.

Le mode de formation de l'œsophage et du rectum est différent dans chacun des Annélides que j'ai étudiés. Jusque aujourd'hui l'on a soutenu que ces portions du tube digestif se développent aux dépens de l'ectoderme, sous forme de culs-de-sacs, qui apparaissent aux extrémités antérieure et postérieure de l'embryon, ces culs-de-sacs se mettant ultérieurement en rapport avec l'archentéron délimité par l'entoderme. Ce mode de développement des portions antérieure et postérieure du canal digestif, s'observe très-nettement chez quelques Annélides, chez *Nereis* par exemple ; mais il ne constitue pas une forme typique de développement du canal digestif, commune à tous les Annélides. Parmi les Annélides que j'ai observés, quoique le nombre en soit fort restreint, j'ai constaté des différences considérables dans le mode de formation des portions antérieure et postérieure du canal digestif : l'ectoderme intervient pour une part différente dans la formation de ces organes. On a vu que chez *Psygmobranchus* et chez *Aricia* les portions antérieure et postérieure du canal digestif dérivent de l'entoderme. L'invagination buccale des Annélides y est fort réduite. Dans *Pileolaria* tout l'œsophage, à peu près, dérive de l'invagination buccale, c'est-à-dire qu'elle a une origine ectodermique. Enfin chez *Terebella* l'œsophage, si l'on y rattache la trompe protractile, occupe une position intermédiaire, puisqu'il se forme en partie aux dépens de l'entoderme et en partie aux dépens de l'ectoderme.

Il est assez difficile d'expliquer les différences que je viens de signaler dans la formation du rectum et de l'œsophage. Néanmoins, les faits observés permettent de conclure que deux feuillets embryonnaires concourent à la formation de ces organes. La part que chacun d'eux prend à ce développement varie notablement, de manière que tantôt c'est l'entoderme

(*Nereis*), tantôt c'est l'ectoderme (*Aricia, Psygmobranchus*) qui n'intervient point dans la formation de l'œsophage.

Chez *Bonellia* (Spengel), *Branchiodella* (Salensky) et *Clepsine* (Nussbaum), l'entoderme intervient aussi dans la formation de l'œsophage.

Comparaison des formes larvaires des Annélides entre elles et avec les larves d'autres vers

La principale forme larvaire qui se rencontre chez les Annélides, c'est la Trochosphère de Ray Lankester ou Trochophore, dénomination sous laquelle Hatschek (1) propose de la désigner dorénavant. L'importance attribuée tout d'abord par Ray Lankester à cette forme larvaire, non seulement relativement au développement des Annélides, mais aussi relativement à celui des autres animaux invertébrés, m'oblige à en faire une étude attentive. Pour pouvoir envisager les rapports qui unissent la Trochophore aux autres formes larvaires, il est nécessaire de connaître aussi complètement que possible son organisation.

Dans ses recherches sur le développement de *Polygordius*, Hatschek nous donne une description détaillée de la Trochophore de ce ver; cette circonstance me permet de ne pas m'arrêter aux détails d'organisation que cette forme larvaire affecte chez les différents Annélides, et d'insister seulement sur ses caractères typiques, dans le but d'expliquer la manière dont les différentes portions du corps de la Trochophore se comportent relativement à celles de l'adulte.

Hatschek distingue dans la Trochophora de *Polygordius*, une portion céphalique et une portion somatique. Il considère comme tête de la Trochophore sa partie antérieure sphérique, qui est aussi la plus volumineuse. Il y distingue trois régions : 1) La région sincipitale (Scheitelfeld), délimitée en arrière par les couronnes ciliaires; 2) la région des couronnes orales et 3) la région postorale, qui est contigue à la région somatique (Rumpfabschnitt). La portion somatique de la Trochophore se constituerait d'un appendice conique peu considérable situé en arrière de la portion céphalique.

---

(1) HATSCHEK. *Uber die Entwicklungsgeschichte der Anneliden*. (Arbeiten aus d. Zoolog. Institut zu Wien.)

En décrivant la Trochophore de mes Annélides, j'ai attribué aux différentes régions de leur corps, une signification toute différente de celle que leur accorde Hatschek. Je considère comme constituant la tête d'une Trochophore, la région préorale seule, et comme somatique, toute la région postorale. D'après ma description, la téte de la Trochophore répond à la région sincipitale (Scheitelfeld) de Hatschek et ce que j'appelle la région somatique, se constitue à la fois de la région postorale de la tête et de la région somatique de Hatschek. La différence qui existe entre la manière de cet auteur de voir et la mienne sur la structure de la Trochophore semble être insignifiante à première vue; mais son importance se révèle clairement si l'on compare la Trochophore des Annélides avec les larves d'autres animaux, dont les affinités avec les Annélides ne sont pas encore élucidées (Arthropodes, Mollusques et Vertébrés), mais qui passent cependant, à peu près, par les mêmes stades de développement.

Si, avec Hatschek, l'on considère comme tête de la Trochophore sa région préorale, plus une région postorale, alors la tête nous apparait comme constituée de deux portions dont la génèse est complètement différente. La région préorale présente une structure différente de celle de la portion somatique, tandis que, dans la région postorale, on rencontre les mêmes particularités de structure qui caractérisent le tronc ou le soma proprement dit. En outre la structure des couronnes orales, diffère de celle des deux régions qu'elles séparent.

Les différences que l'on observe entre les portions céphalique et somatique sont les suivantes :

1. La région céphalique répond à la portion antérieure du corps, qui n'est point formée de métamères. La région postorale, au contraire, se divise très tôt en métamères, dont les

ébauches sont facilement reconnaissables dans le mésoderme des Annélides à des stades très-reculés du développement ; cette métamérisation intérèsse, au cours de l'évolution, tous les feuillets embryonnaires.

2. La région céphalique et la région somatique sont le siége de deux ébauches indépendantes du système nerveux. La plaque sincipitale, ébauche des ganglions céphaliques, prend naissance dans la région céphalique, tandis que, dans la région somatique, apparaissent les plaques médullaires, qui constituent l'ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale. Il a été prouvé, dans les chapitres précédents, que ces deux ébauches apparaissent indépendamment l'une de l'autre; au début, elles sont séparées par la région des couronnes orales et ne se réunissent que dans le cours du développement.

3. Le mésoderme de la région céphalique et celui de la région somatique diffèrent essentiellement l'un de l'autre par leur génèse et par quelques particularités qui se manifestent au cours de leur évolution. Il est probable que chez *Psygmobranchus*, *Aricia*, *Terebella* et *Pileolaria* le mésoderme céphalique nait indépendamment des bandelettes mésodermiques, qui constituent le mésoderme somatique. Le mésoderme céphalique, dans tous les cas où j'ai réussi à observer les premiers stades de son évolution (*Aricia*, *Terebella*), apparaît sous la forme d'une plaque impaire, située dans la région céphalique. Ce n'est que dans la suite, que cette plaque se divise en deux portions (*Pileolaria*). Cela se produit dans les Annélides chez lesquels la tête se réduit notablement. Les bandelettes mésodermiques apparaissent sous forme de deux lames situées suivant la longueur de l'axe longitudinal de l'embryon. Les cavités qui se font jour dans les deux ébauches du mésoderme apparaissent aussi indépendamment l'une de l'autre. Dans le mésoderme céphalique apparaît une cavité impaire, c'est la cavité céphalique ; dans le mésoderme somatique, se forment toute une série de cavités logées les unes derrières les autres et constituant l'ébauche du cœlome somatique. La cavité céphalique ne se réunit avec le cœlome qu'à des stades avancés du développement.

Hatschek (1) affirme que la cavité céphalique de *Polygordius* se forme aux dépens du blastocèle et il ajoute que sa génèse est la même dans tous les Annélides et probablement aussi dans tous les mollusques. En ce qui concerne *Polygordius* cette origine de la cavité céphalique n'est point démontrée et quant aux autres Annélides, cette hypothèse n'est rien moins que fondée. Leur cavité céphalique n'est pas située entre l'entoderme et l'ectoderme, comme le blastocèle, mais elle apparaît au contraire sous forme d'une fente dans le mésoderme, comme le cœlome.

4. Les néphridies font complètement défaut dans la région céphalique (si l'on considère comme telle seulement la région préorale). Bien qu'ils existent chez *Polygordius*, *Echiurus* et *Psygmobranchus*, ils y siègent dans la région somatique. Hatschek désigne les premières néphridies qui apparaissent dans *Polygordius* et *Echiurus* sous la dénomination de reins céphaliques, à raison de sa manière de voir concernant la région céphalique de la larve.

5. Une des différences les plus essentielles qui existent entre la région céphalique et la région postorale, c'est que la première est le siége des organes des sens, notamment des yeux et des tentacules. L'apparition des tentacules dans la région céphalique de la Trochophore des Annélides que j'ai observés, suit la marche commune à toutes les espèces de cette classe, à part quelques différences de détails. Dans la plupart des Annélides, le tentacule médian dont le degré de développement varie nôtablement, apparaît à la face ventrale de la région céphalique. Dans quelques Annélides, il constitue un prolongement considérable (*Terebella*, *Pileolaria* et *Psygmobranchus*), dans d'autres il se réduit complètement (*Nereis*, *Aricia*). J'ai déjà fait observer, dans la description du développement d'*Aricia*, que, chez cet Annélide, à la place du tentacule médian, siège une glande que l'on est en droit de considérer comme une modification de cet organe. Dans *Nereis*,

---

(1) HATSCHEK *Entwicklungsgeschichte der Anneliden*, p. 87.

je n'ai pu découvrir l'homologue du tentacule médian. Ce dernier occupe toujours une position axiale dans la région céphalique; à sa droite et à sa gauche se développent les tentacules latéraux, dont le nombre et la forme varient chez les différents Annélides.

Ainsi, la région préorale d'une Trochophore est le siége du cerveau et des organes des sens. Ce fait indique déjà à lui seul que cette portion du corps larvaire d'un Annélide doit être considérée comme représentant la tête. On sait que par la suite, elle se transforme en les lobes céphaliques de l'adulte, qui représentent la région céphalique du corps.

Entre la tête et le corps de l'Annélide adulte siège l'anneau buccal. Dans une larve, la place de l'anneau buccal est occupée par la région des *couronnes orales*. Cette portion du corps de l'adulte est considérée comme faisant partie de la tête par plusieurs morphologistes.

Effectivement, à l'état adulte, et même dans des larves où se produit la division du corps en métamères, l'anneau buccal affecte des rapports plus intimes avec la tête qu'avec la région somatique. A de jeunes stades de la Trochophore, alors que les bandelettes mésodermiques ne sont pas encore divisées en segments, cette portion de la larve est complètement indépendante dans la plupart des Annélides. D'après sa texture elle diffère de la région somatique et de la région céphalique. Elle forme un anneau intermédiaire qui sépare ces deux régions. Dans la larve de *Terebella*, la région des couronnes orales constitue un anneau ciliaire formé exclusivement de grosses cellules ectodermiques appliquées immédiatement contre l'entoderme. Entre l'anneau ciliaire et l'entoderme il n'existe point de mésoderme. Ce n'est qu'à des stades plus avancés que le mésoderme céphalique s'étend en dessous des couronnes ciliaires.

Cette extension du mésoderme céphalique peut être considérée comme le début de sa réunion avec les bandelettes mésodermiques. Par conséquent les couronnes ciliaires servent de ligne de démarcation entre le mésoderme céphalique et le mésoderme somatique et séparent en même temps l'une de l'autre les deux ébauches du système nerveux, les plaques médullaires et la plaque sincipitale.

On a vu que, dans tous les Annélides, les plaques médullaires intéressent toute la région somatique de la larve et s'amincissent dans le voisinage des couronnes ciliaires pour se confondre complètement avec l'ectoderme.

Dans la région des couronnes orales, il n'existe ni plaques médullaires, ni prolongements de la plaque sincipitale. La réunion de ces deux portions du système nerveux ne s'opère qu'après la réduction des couronnes orales.

J'ai fait observer antérieurement que, dans les Annélides, la région des couronnes orales consiste en une ou deux couronnes ciliaires que j'ai désignées sous les noms de couronne préorale et de couronne postorale. Au début, il n'existe qu'un seul anneau ciliaire qui, par la suite, se subdivise en deux portions. Ces anneaux peuvent exister simultanément (*Psygmobranchus*, *Nereis*); ou bien l'anneau primitif disparaît pour faire place à l'anneau postoral (*Pileolaria*); ou bien enfin, comme c'est le cas dans *Terebella*, l'anneau primitif reste indivis.

Dans les Annélides chez lesquels il existe deux couronnes ciliaires, il apparaît entre elles une gouttière; à la face ventrale de la Trochophore, cette gouttière s'élargit pour constituer une plaque triangulaire, la plaque buccale; c'est là que se forme plus tard l'invagination buccale. La couronne préorale, située en avant de la plaque buccale, constitue un anneau complet, tandis que la couronne postorale s'allonge en arrière et se continue avec la gouttière médullaire, qui sépare l'une de l'autre les deux plaques médullaires. Ce rapport que la couronne postorale affecte avec la gouttière médullaire est nettement reconnaissable dans les larves de *Psygmobranchus* (Archives de Biol., vol. III, pl. XV, fig. 14). Dans le cas où la couronne postorale fait défaut (*Terebella*) la bande cellulaire qui répond à gouttière médullaire est en continuité en avant avec les cellules ciliées de la plaque buccale.

Je tiens à scruter davantage encore la question de savoir si la portion antérieure de la région postorale appartient à la région céphalique, comme le soutient Hatschek, ou bien si elle appartient à la région somatique. Cette question a déjà été résolue en partie dans les cinq thèses de ce chapitre : j'ai tâché de démontrer la différence qui existe, au point de vue de leur structure, entre la région préorale et la région postorale. Mais, eu égard à l'importance de cette question, je crois nécessaire d'ajouter encore quelques mots.

Dans quelques-uns des Annélides que j'ai observés (*Terebella*) les deux segments antérieurs de la région postorale se distinguent effectivement des autres segments somatiques par une particularité caractéristique, c'est-à-dire par l'absence de pieds. Ces deux segments sont ceux que l'on désigne sous les noms de premier et de deuxième segments branchiaux. Dans quelques espèces du genre *Terebella* ces segments se réduisent notablement et dans d'autres ils se réunissent comme c'est le cas dans *Terebellides Strœmi*. Steen(1) considère ces segments de cet Annélide comme une portion de la région céphalique. Il base son opinion en partie sur les renseignements fournis par ses prédécesseurs, en partie sur la texture des segments en question et particulièrement leur situation voisine de la tête. Généralement, on désigne les branchies de *Terebella* sous le nom de branchies céphaliques. C'est probablement pour ce motif que les segments qui les supportent sont considérés comme des segments céphaliques. Si l'on accepte cette opinion au sujet des

---

(1) STEEN (*Anatomisch histol. Untersuch. v. Terebellides Strœmi.* Jenaische Zeits. XVI Bd. Heft I, u. 2) n'y trouve qu'un seul segment qu'il considère comme une portion de la tête Ce segment serait pourvu de deux bourrelets transversaux. A en juger d'après ses figures, on peut admettre que ces deux bourrelets constituent deux segments qui se sont confondus. Dans les *Terebellides*, les branchies n'apparaissent jamais sur ces segments Par contre, le troisième segment qui, d'après Steen, représente le deuxième segment du corps, supporte deux paires de branchies au lieu d'une. Si l'on compare cette distribution des branchies des *Terebellides* avec celle qui existe dans *Terebella*, il semble probable que la première paire de leurs branchies disparait complètement, que la deuxième se réduit notablement et que la troisième seule se développe normalement.

segments branchiaux, il est évident que la tête de la *Terebella* est formée de plusieurs segments et, s'il en est ainsi chez *Terebella*, l'on en arrive facilement à affirmer avec Semper que la tète de tous les Annélides comprend plusieurs segments. Mais cette manière de voir me paraît bien peu fondée.

1. Si l'on considère les segments qui supportent les branchies de la *Terebella* comme des segments céphaliques, il faut aussi considérer comme tel le premier segment somatique (*den ersten ältesten Körperglied*, comme l'appelle Semper), qui, lui aussi, supporte des branchies. Ce segment présente cependant tous les caractères des segments somatiques; outre les branchies, il supporte encore des pieds sétifères, et les pieds sétifères ne siègent jamais sur la tête des Annélides.

2. C'est surtout l'évolution des premiers segments postoraux qui démontre qu'on ne peut les considérer comme appartenant à la tête. On distingue dans ces segments les ébauches de tous les organes qui se rencontrent dans les segments somatiques: leur système nerveux dérive des plaques médullaires; leur mésoderme est le produit des bandelettes mésodermiques, engendrées par le mésoderme somatique et non par le mésoderme céphalique. La formation de ces segments est très précoce; ils ne diffèrent des segments somatiques que par l'absence de pieds sétifères. Or, cette distinction est de peu de valeur, attendu que, dans la plus grande portion de la région postérieure du corps, notamment dans toute la région abdominale, il n'existe pas de véritables pieds sétifères, mais seulement des plaques onciales qui, comme il a été démontré dans la description de l'évolution de *Terebella*, ne sont pas homologues aux pieds sétifères.

Tout cela prouve donc nettement que la région postorale ne se divise pas en portion postorale de la tête et en portion somatique, comme l'a admis Hatschek pour la Trochophore de *Polygordius*. Elle appartient dans son ensemble à la portion somatique, et par la suite fait partie de la portion métamérisée du corps de l'adulte. La région préorale de la Trochophore au contraire reste indivise; par sa structure elle diffère essentiellement de la région postorale; elle seule peut être considérée comme tête de la Trochophore.

En résumant tout ce qui a été dit relativement à l'organisation de la Trochophore on arrive aux conclusions suivantes : La Trochophore constitue une larve ovoïde ou sphérique qu'une zône équatoriale sépare en une région céphalique ou préorale et en une région somatique ou postorale. La première qui répond au " Scheitelfeld „ de Hatschek constitue l'ébauche des lobes céphaliques; la seconde est l'ébauche de toute la région annelée du corps de l'adulte. La première est le siége du ganglion céphalique et du mésoderme céphalique; la seconde, de la chaîne ganglionnaire ventrale et du mésoderme somatique, qui est susceptible de se diviser en métamères. Entre ces deux régions principales de la Trochophore se trouve une région intermédiaire formée par l'anneau des couronnes orales; la bouche siège à la face ventrale de cette région intermédiaire, dont la structure diffère aussi bien de celle de la région céphalique que de celle de la région somatique.

Aujourd'hui, la majorité des morphologistes reconnaissent que la phase Trochophore est d'une grande valeur, au point de vue morphologique, pour la plupart des types animaux. Elle est surtout importante pour la genèse des animaux segmentés et des mollusques. Dans quelques formes, la Trochophore se rencontre sous sa forme typique, telle qu'on la connait chez les Annélides Chétopodes. Dans d'autres, elle se modifie profondément. La première modification qu'elle subit consiste dans la disparition des couronnes orales, ce qui s'observe chez quelques Oligochètes, où le développement est en quelque sorte condensé et qui, pour ce motif, n'ont pas besoin d'organes locomoteurs larvaires. Par suite de la disparition des couronnes ciliaires, la limite entre les régions céphalique et somatique devient moins tranchée. Mais d'après la situation de la bouche et de la plaque sincipitale, on peut distinguer dans les embryons de ces animaux les deux portions principales de la Trochophore et dériver ces embryons de la forme larvaire type. Les modifications ultérieures que subit la Trochophore chez différents animaux, résultent de la réunion précoce des régions céphalique et somatique produite par la disparation précoce des couronnes orales. Cette réunion précoce entraine parfois la formation d'une tête, constituée par des éléments hétérogènes et qui, en conséquence, n'est pas homologue aux lobes céphaliques des Annélides. Enfin, la région céphalique de la Trochophore peut se réduire au point de disparaître complètement; la tête ne se forme alors que plus tard principalement aux dépens des segments postoraux, qui, dès lors, prennent une position préorale. Toutes ces modifications de la Trochophore se retrouvent chez différents types animaux; on peut s'en convaincre en comparant l'évolution des Annélides avec celle des Mollusques, des Arthopodes et des Vertébrés.

Tout ce que je viens de faire observer touchant la Trochophore concerne principalement la Trochophore des Annélides.

Le phénomène le plus essentiel à signaler dans le développement ultérieur de la Trochophore des Annélides et des Mollusques, c'est l'apparition de la chaîne ganglionnaire ventrale ; car dès lors l'animal entre dans une nouvelle période de son évolution.

Le développement de la Trochophore des Annélides, eu égard à l'évolution du système nerveux, peut être divisé en deux periodes : au début, la Trochophore (*Polygordïus*, *Echiurus* et autres) est pourvue de l'ébauche d'une seule portion du système nerveux, de celle des ganglions céphaliques; cette ébauche formée des plaques sincipitales, est logée dans la région céphalique.

A cet état, la Trochophora, pour les raisons qui seront énoncées plus loin, peut être considérée comme réalisant la première période de son évolution. La seconde période débute par l'apparition des ébauches de la chaîne ganglionnaire ventrale, qui apparaissent sous forme de deux épaississements de l'ectoderme situés symétriquement, à la face ventrale de la région postorale. L'apparition de cette seconde portion du système nerveux caractérise une phase très importante de l'évolution des Annélides : elle est le point de départ de toute une série de modifications ultérieures que subit la région postorale et qui aboutissent à la formation définitive de la région somatique de l'Annélide. Entre les deux moitiés de la chaîne ganglionnaire ventrale se montre la gouttière médullaire, qui représente un organe embryonnaire commun à tous les Annélides.

La Trochophore des Mollusques subit les même modifications et l'évolution de son système nerveux suit la même marche que celle du système nerveux de la Trochophore des Annélides. Chez *Chiton* et *Dentalium*, d'après Kowalevsky, chez *Vermetus*, d'après mes recherches qui vont bientôt paraître, chez *Teredo*, d'après Hatschek, les ganglions céphaliques apparaissent dans la région préorale et les ganglions ventraux ou pédieux dans la région postorale. Les ébauches de ces ganglions ont chacune une origine indépendante et n'apparaissent pas simultanément. D'habitude, ce sont les ganglions céphaliques qui apparaissent en premier lieu; les ganglions pédieux se montrent plus tard. De même que dans les Annélides, ces organes se réunissent ultérieurement par une commissure qui circonscrit l'œsophage. On a signalé, il est vrai, quelques différences dans la forme des ébauches du système nerveux des Annélides et des Mollusques; mais dans plusieurs cas, ces différences peuvent être expliquées par les modifications que subissent les parties avoisinant les ébauches en question. Ainsi, chez *Dentalium*, les ébauches des ganglions céphaliques apparaissent, non pas sous la forme d'une seule plaque sincipitale, mais sous la forme de deux dépressions ectodermiques séparées l'une de l'autre par une énorme cellule qui supporte un faisceau de cils. Dans les larves de quelques Annélides, cette cellule se retrouve également; elle est située au milieu de la plaque sincipitale; mais elle ne présente jamais des dimensions aussi considérables que chez *Dentalium*. Dans *Vermetus*, les ganglions céphaliques apparaissent aussi sous forme de deux épaississements ectodermiques, qui s'enfoncent à l'intérieur de l'embryon et qui sont séparés l'un de l'autre par de grosses cellules ectodermiques. Chez *Teredo*, d'après Hatschek, la plaque sincipitale affecte une forme semblable à celle de la plaque sincipitale des Annélides. Les ganglions pédieux des mollusques se montrent après la formation des ganglions céphaliques. Chez *Dentalium*, il n'existe encore aucun indice de ganglions pédieux, alors que les ébauches des ganglions céphaliques sont déjà nettement reconnaissables. Je puis confirmer absolument cette conclusion en ce qui concerne *Vermetus*. D'après Hatschek, le même fait se présente chez *Teredo*.

Ainsi, l'on peut distinguer deux stades importants dans la métamorphose de la Trochophore. 1. Une Trochophore pourvue d'une plaque sincipitale, chez laquelle la chaîne ganglionnaire ventrale fait encore défaut et 2. Une Trochophore pourvue de la plaque sincipitale et de la chaîne ganglionnaire ventrale. Pour le premier de ces stades, on peut conserver la dénomination de *Trochophora;* quand au second, je propose de le désigner sous le nom de *Trochoneurula*. On va voir immédiatement combien il est important de distinguer ces deux phases dans l'évolution des Annélides, des Mollusques, etc.

Ayant reconnu ces deux stades dans l'évolution de la Trochophore, nous établissons pour ainsi dire deux étapes par lesquelles passent les animaux bilatéraux pourvus d'un système nerveux composé de la plaque sincipitale et des plaques médullaires. On a déjà vu que les ébauches de ces organes n'apparaissent pas simultanément. La plaque sincipitale se développe avant les plaques médullaires; elle existe déjà au stade Trochophore. Elle apparaît non seulement dans les Annélides, les Mollusques et autres animaux bilatéraux pourvus de la chaîne ganglionnaire ventrale, mais aussi dans les vers inférieurs qui ne passent pas par la phase Trochophora, tels que les Platodes. Il ressort de là que la plaque sincipitale de la Trochophore lui a été transmise par des formes inférieures et ce fait démontre à son tour, que la Trochophore n'est pas une forme larvaire primordiale, qu'elle dérive elle même d'une forme encore plus simple, commune non seulement aux Annélides mais à tous les vers en général.

Balfour (1) fut le premier à considérer *Pilidium* comme la forme larvaire qui a conservé le plus complètement les caractères du prototype. Cette déduction de Balfour fut confirmée par Conn (2), qui considère aussi *Pilidium* comme le prototype des larves des Vers, des Mollusques et des Echinodermes. Götte (3) considère comme forme primordiale de la larve, la gastrula bilatérale qu'il désigne sous le nom de *Helmintula.* La transformation de la gastrula en helmintula doit s'accompagner, d'après cet auteur (p. 129), de la formation de la soudure prostomiale et du déplacement du blastopore d'arrière en avant. La face prostomiale de la gastrula se déprime et tout son ectoderme se recouvre de cils. C'est certainement à tort que Götte attribue autant de valeur au voile ciliaire commun qui recouvre une helmintule. Ce voile n'est point un caractère distinctif de l'helmintula ; la gastrula le possède et elle le lui a transmis.

On doit considérer comme étant des particularités beaucoup plus importantes de la forme larvaire primordiale, la couronne orale et la plaque sincipitale. En effet, 1) ces organes se retrouvent toujours dans la Trochophore et la Trochoneurule qui en dérive; 2) l'apparition de la couronne ciliaire est déjà un indice de la division du corps larvaire en portions céphalique et somatique, ce qui est caractéristique pour toutes les larves et 3) la couronne ciliaire et la plaque sincipitale apparaissent avant tous les autres organes, pendant la métamorphose du stade gastrula et, pour ce motif, ils doivent être considérés comme les organes les plus anciens.

Étant données toutes les considérations que je viens de faire valoir, on est naturellement porté à admettre la conclusion de

---

(1) BALFOUR. *Vergleichende Embryologie Ubers. von Vetter.* p 344.

(2) CONN. *Marine larvæ. (Studies from the biologic. laboratory of John Hopkins University.* Vol. III, 3.)

(3) GÖTTE. *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer,* 2te Theil.

Balfour, d'après laquelle la forme larvaire primitive, commune à tous les vers, devait ressembler au *Pilidium*. *Pilidium* ne représente qu'une des modifications du prototype de la larve; aussi est-il caractérisé par quelques particularités distinctives, notamment par des lobes latéraux et par un faisceau de cils implantés au sommet de son corps triangulaire.

Pour ce motif, je ne choisis pas la dénomination de *Pilidium* pour la forme larvaire primitive; je la désignerai sous le nom de *Trochogastrula*. Elle peut être caractérisée comme suit : c'est une gastrula bilatérale divisée par une couronne ciliaire en une portion postorale ou orale et en une portion préorale; dans cette dernière, on distingue déjà la plaque sincipitale. Dans les formes les plus typiques, la région postorale est aplatie; la région préorale est hémisphérique ou bien affecte la forme d'une cloche. Dans tous les Platodes et dans le *Pilidium* des Némertiens, la structure primitive de la couronne ciliaire s'est compliquée par la présence de différents prolongements caractéristiques pour les divers genres de ces groupes. Ces prolongements doivent être considérés comme les résultats de modifications adaptives de la larve. Dans le type des vers, on doit s'attendre à priori à rencontrer beaucoup de phénomènes adaptifs, attendu que l'on y observe les phases les plus diverses de la métamorphose. En effet dans quelques groupes de vers, chez lesquels la Trochogastrula représente un stade du développement embryonnaire et non larvaire, quelques particularités distinctives de la Trochogastrula ont disparu; aussi la suite des phénomènes évolutifs est-elle supprimée. (*Géphyriens inermes.*)

Là où la métamorphose suit la marche la plus typique, dans les formes les plus primitives, telles que certains Annélides, la trochogastrula se transforme en Trochophora. Deux faits jouent un rôle important dans cette métamorphose, c'est : 1) l'allongement de la région somatique et 2) la formation de l'anus. Le premier de ces phénomènes est commun à tous les vers et se rencontre même dans les formes inférieures de ce groupe. Le second, n'apparaît que dans les formes à organisation supérieure.

La transformation de la Trochophore en Trochoneurule a déjà été décrite; aussi, je ne veux plus insister sur ce point.

La valeur de ces trois stades du développement, c'est-à-dire de la Trochogastrule, de la Trochophore et de la Trochoneurule est nettement définie, si l'on compare l'évolution des différents groupes de vers. Il résulte de cette comparaison que tous ces stades sont autant d'indices des liens qui unissent entre eux les différents groupes de vers, aussi permet-elle de déterminer la position systématique de chacune des classes de cet embranchement.

Pour expliquer plus clairement la thèse que je viens de formuler, je vais brièvement passer en revue les stades les plus importants de l'évolution des différentes classes de vers, en ne tenant compte que des formes métaboliques et en laissant de côté plusieurs formes qui sont le résultat de modifications évidemment cénogénétiques, telles que les Cestodes, les Trématodes et les Acanthocéphales.

Turbellariés. La forme larvaire la plus simple et en même temps la plus semblable à *Pilidium* est certes le *Stylochopsis*. Cette larve, ainsi que *Pilidium,* ne diffère de la Trochogastrule typique que par la présence des lobes latéraux qui, sans aucun doute, constituent une adaptation larvaire. Les variétés que présentent ces prolongements lobés, chez les larves des Turbellariés en général, en est une preuve évidente. Ainsi, la larve de Müller, qui, comme l'ont démontré Götte et A. Lang, peut être ramenée au type de la larve *Stylochopsis*, possède un nombre plus considérable de prolongements. Le genre *Stylochopsis* constitue probablement une forme primitive parmi les Turbellariés. La métamorphose de *Stylochopsis* conduit à l'accroissement des portions antérieure et postérieure de la larve; elle détermine aussi l'aplatissement de son corps dans la direction dorso-ventrale.

La situation de la couronne ciliaire pendant la durée de la métamorphose est la même que celle de la couronne préorale au stade Trochophore. Généralement, la larve de *Stylochopsis* pendant toute la durée de sa métamorphose, affecte une grande ressemblance avec la Trochophore des Annélides et ne s'en distingue que par l'absence de l'anus. Elle répond au stade de l'évolution des Annélides pendant lequel la Trochophore ne possède pas encore d'anus La larve de Müller présente une ressemblance encore plus frappante avec cette phase reculée du développement de la Trochophore des Annélides. Il ne faut évidemment pas tenir compte des lobes ciliés qui, comme je l'ai déjà fait observer, sont les résultats de l'adaptation larvaire. Dans la larve de Müller le lobe postoral est fortement développé même avant la réduction de l'appareil ciliaire.

Dans tous les cas, la métamorphose de la Trochogastrule d'un *Stylochopsis*, est accompagnée de l'allongement de la région postorale de son corps ; chez les Annélides, ce phénomène se passe pendant la transformation de la Trochogastrule en Trochophore. Dans cette classe, l'apparition de l'anus, qui se montre à l'extrémité postérieure de la région postorale, détermine l'achèvement de la Trochophore. Dans les larves des Turbellariés, le développement ne va pas jusqu'à la formation de l'anus. Il en résulte que la larve de Müller, ainsi que la larve de *Stylochopsis*, pendant toute la durée de leur métamorphose, peuvent être regardées comme des formes intermédiaires entre la Trochogastrule et la Trochophore.

Némertiens. On a déjà vu que dans le *Pilidium* les caractères distinctifs de la Trochogastrule se sont mieux conservés que dans les autres larves et qu'ils se sont conservés à peu près au même degré que dans la larve du genre *Stylochopsis;* aussi je ne crois pas nécessaire d'insister sur sa ressemblance avec cette forme larvaire primitive. La métamorphose de Pilidium est accompagnée de phénomènes cénogénétiques si nombreux, qu'il est extrêmement difficile d'établir un parallèle entre la métamorphose des Turbellariés et celle des Némertiens. Les processus évolutifs qui aboutissent à la transformation de la phase *Pilidium* en un Némertien adulte sont de même nature que ceux que subit la larve de *Stylochopsis* pour se transformer en *Stylochopsis* adulte. En effet la formation des sacs ectodermiques chez le *Pilidium* peut être considérée comme résultant de l'accroissement de la portion postorale. Dans le genre *Stylochopsis*, cet accroissement se produit à l'extérieur; chez *Pilidium*, il se fait à l'intérieur, ce qui explique la présence d'un amnios chez ce dernier. Les sacs antérieurs, dérivés du lobe préoral, donnent naissance à la portion antérieure du corps et les sacs postérieurs se transforment en sa portion postérieure. En outre, les Némertiens sont pourvus d'un anus. Dans les Némertiens amétaboliques tels que *Monopora*, *Amphiporus lacteus* et les Némertiens qui passent par la phase de la larve de Desoer, l'anus se montre à l'extrémité postérieure de la région postorale du corps, au point même où on le trouve chez l'adulte. Ainsi, la position de l'anus chez les Némertiens est absolument la même que chez les Trochophore; l'évolution des Némertiens comparativement à celle des Turbellariés a donc pour ainsi dire avancé d'un pas. La Trochogastrule des Némertiens doit nécessairement se transformer en une Trochophore. Mais la Trochophore des Némertiens diffère de celle des Annélides : 1) en ce qu'elle est masquée par des phénomènes adaptifs et 2) en ce qu'elle ne se transforme jamais en Trochoneurule.

Rotifères. Ce sont les Rotateurs qui, d'après le plan de leur organisation, présentent le plus de ressemblance avec une Trochophore. Ce fait ressort de leur développement embryologique (1). La structure de l'adulte, considérée dans ses détails, est caracterisée par plusieurs particularités distinctives qui résultent de l'adaptation de la Trochophore. L'embryogénie des Rotateurs démontre que, dans cette classe, la Trochogastrule précède aussi la Trochophore; seulement elle ne représente pas une phase larvaire, mais bien un stade embryonnaire. L'ébauche de l'appareil ciliaire affecte ici la forme de deux lobes situés à droite et à gauche de l'invagination buccale (*Salensky loc. cit.*

---

(1) SALENSKY. *Beiträge zur Entwickl. des Brachionus urceolaris* (Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 22).

fig. 9). Ces deux lobes, dépourvus de cils, à leur début, sont excessivement semblables aux lobes de l'appareil vibratile de la larve de *Stylochopsis* et à ceux de *Pilidium*. Aussi, au cours de leur développement, subissent-ils des modifications analogues. Ils se placent perpendiculairement à l'axe longitudinal de l'embryon, se recouvrent de cils et donnent naissance à l'appareil rotateur. La région postorale des embryons des rotateurs s'accroît de la même manière que lors de la transformation de la Trochogastrule en Trochophore chez les autres vers.

Annélides. La Trochogastrule des Annélides, ainsi que sa transformation en Trochophore doit s'observer le plus nettement dans les formes métaboliques chez lesquelles la segmentation du vitellus aboutit à l'archigastrula, telles que : *Polygordius* (1), *Pomotocerus* (2), *Eupomatus* (3). Dans *Eupomatus* et *Pomotocerus*, ce processus peut être étudié avec beaucoup de facilité. A la surface de la gastrula, il existe une couronne ciliaire qui divise la gastrula en une portion préorale et une portion postorale; la plaque sincipitale apparaît ensuite dans la région préorale. La région postorale ou orale de la gastrula s'allonge et la gastrula de ces deux Annélides devient semblable à la Trochogastrule modifiée des Turbellariés (fig. 25, Drasche *Pomotocerus* et fig. 36, Hatschek *Eupomatus*). Dans la suite, avec l'apparition de l'anus, elle se transforme en Trochophore.

Dans la plupart des Annélides, il apparaît, en arrière de l'ouverture buccale, une couronne ciliaire postorale qui affecte toujours des rapports avec la gouttière médullaire. Après la formation de la Trochophore, commence celle des plaques médullaires, ce qui amène la transformation de la Trochophore en Trochoneurule.

---

(1) METSCHNIKOFF. *Vergl. embr. Studien.* (Zeitschr. f wiss. Zoologie Bd. 33. Taf. XX, fig. 43)

(2) DRASCHE. *Beiträge zur Entwicklung der Polychæten.*

(3) HATSCHEK. *Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus.* (Arbeiten aus dem Zoolog. Institut d. Un. Wien. T. VI).

Les couronnes préorale et postorale subissent une série de modifications chez différents Annélides. Ainsi dans *Pileolaria*, la couronne préorale se réduit au fur et à mesure que la couronne postorale prend un plus grand développement. Dans *Nereis cutrifera*, la couronne préorale est complètement dépourvue de cils. Ces variations dans la structure des couronnes ciliaires peuvent rendre compte des différents cas où la couronne préorale fait défaut et de quelques autres modifications signalées dans l'évolution des couronnes ciliaires chez plusieurs Annélides et Géphyriens.

Géphyriens. Balfour (1) fut le premier à considérer les Géphyriens comme une branche dégénérée des Chétopodes. Son opinion fut confirmée par plusieurs recherches embryologiques faites après la mort du célèbre embryologiste anglais. L'évolution des Géphyriens armés est très semblable à celle des Annélides. D'après les recherches de Conn (2), la gastrula de *Thalassema* acquiert une couronne ciliaire et, à en juger par les dessins schématiques donnés par cet auteur, elle est complètement semblable aux stades du développement de *Pomotocerus* et de *Eupomatus* que j'ai signalés plus haut. Ce stade du développement de *Thalassema* est indubitablement une Trochogastrule. La transformation de sa Trochogastrule en Trochophore a été suivie pas à pas par Conn. Les modifications que subit sa Trochogastrule sont absolument les mêmes que celles de la Trochogastrule des Turbellariés.

La Trochophore de l'*Echiurus*, que j'ai découverte, a été soigneusement observée par Hatschek (3). Cet auteur démontra qu'elle est extrêmement semblable à la Trochophore des Annélides.

La transformation de la Trochogastrule en Trochophore chez les Géphyriens suit aussi à peu près la même marche que chez les Annélides. Chez *Bonellia*, on observe quelques déviations

---

(1) BALFOUR. *Handbuch der vergl. Embryologie.* Bd. I.
(2) CONN. *Marine larvæ.*
(3) HATSCHEK. *Arbeiten aus dem Zoolog. Inst. zu Wien* Bd. III.

dans le processus que suit l'évolution des autres Géphyriens armés. Malheureusement, dans *Bonellia* plusieurs phénomènes évolutifs fort essentiels, tels que la formation du système nerveux et la division du mésoderme en segments n'ont pas été observés; il en résulte que l'on ne peut établir un parallèle entre son développement et celui des Géphyriens armés.

Dans les Géphyriens inermes, notamment dans *Sipunculus* et dans *Phascolosoma*, l'évolution et la structure de la larve diffèrent beaucoup de celles du groupe précédent. La différence, la plus essentielle que l'on y signale, c'est que dans leurs larves il ne se développe qu'une couronne postorale. Chez *Sipunculus* (1) l'on retrouve encore l'ébauche de la couronne préorale; chez *Phascolosoma* (2) elle fait complètement défaut. Dans ce Géphyrien l'apparition de la couronne postorale est très précoce et la couronne préorale ne se montre point.

La différence qui existe entre l'évolution des Géphyriens armés et inermes ne prouve évidemment pas l'absence de tout lien génétique entre ces deux groupes. Elle démontre seulement que dans l'évolution des inermes, il s'est produit une forte déviation du plan primitif suivant lequel s'opère l'évolution de toute la classe des Géphyriens.

D'après leurs caractères anatomiques les Géphyriens inermes diffèrent notablement plus des Annélides que les Géphyriens armés; leur évolution est également différente et démontre que les Géphyriens inermes ont dévié du type des Annélides bien avant les Géphyriens armés.

Nématodes. Au point de vue embryologique les Nématodes ont été moins bien étudiés que les autres classes de vers. Aussi n'avons nous pas de bases solides pour établir le lien génétique qui unit les Nématodes aux autres animaux. La chose est d'autant plus difficile que, au cours de leur évolution, les Nématodes ne passent pas par des formes larvaires. Si l'on considère la texture de leur mésoderme qui ne se délamine point en lame splanchnique et en lame somatique et donne naissance seulement à des muscles longitudinaux, on est en droit d'induire que les Nématodes se sont séparés de bonne heure de la souche ancestrale commune à tous les vers. D'autre part, si l'on s'en rapporte au développement de leur système nerveux, on ne peut méconnaître que les Nématodes appartiennent à un groupe de vers dont le système nerveux est très complexe ; en effet leur système nerveux est composé de ganglions céphaliques et d'autre part de ganglions ventraux homologues à la chaîne ganglionnaire ventrale ; d'où l'on peut conclure qu'ils ont une organisation supérieure à celle des Platodes des Némertiens et des Rotateurs. D'après Götte (1) et Ganin (2) le système nerveux des Nématodes se constituerait de quatre ébauches, dont deux sont dorsales et deux ventrales et qui se réuniraient très tôt en un seul anneau. S'il en est ainsi les ébauches dorsales sont probablement les homologues de la plaque sincipitale et les ébauches ventrales de la chaîne ganglionnaire ventrale. En conséquence, l'évolution du système nerveux des Nématodes indique leur affinité avec les Annélides et les Géphyriens et, pour ce motif, je les classe avec ces derniers. Des recherches embryologiques ultérieures démontreront si cette position systématique est légitime.

---

(1) HATSCHEK. *Arbeiten aus dem Zoolog. Inst. Wien.* Bd. V.

(2) SELENKA. *Zeitschr. f. wiss. Zoolog.* Bd XXIV.

Le *Sagitta* affecte une ressemblance beaucoup plus grande encore avec les Annélides et les Géphyriens. En effet, chez ce type, le système nerveux se constitue aussi de deux ébauches et l'on y rencontre en outre un véritable cœlome (entérocèle).

Si nous résumons tout ce que nous venons de faire observer relativement à l'évolution des vers, nous pouvons en tirer les conséquences suivantes :

1. Trois stades du développement jouent un rôle important

---

(1) GÖTTE. *Verhandl. über die Entwicklung der Thiere.* T. I.

(2) GANIN *Études sur le développement des Nematodes (russe)* 1876.

dans l'évolution des vers. Ces stades se succèdent suivant un ordre déterminé, dans le développement embryonnaire et par conséquent dans l'évolution phylogénique. Ce sont la Trochogastrule, la Trochophore et la Trochoneurule, qui répondent à l'ordre consécutif de l'évolution des vers.

A. La Trochogastrule représente un stade du développement commun à tous les vers et qui sert de lien génétique entre les différentes classes de ce groupe. La Trochogastrule est une gastrula bilatérale, dont le corps est divisé en une portion préorale et une portion postorale; la première est le siége de la plaque sincipitale. L'anus fait encore défaut. Quelquefois, le voile ciliaire de la gastrula persiste.

B. La Trochophore représente un stade de développement ultérieur de la Trochogastrule; il est caractérisé par l'apparition de l'anus et d'un anneau postoral, ainsi que par l'accroissement de la région postorale du corps.

C. La Trochoneurule se caractérise par l'évolution des plaques médullaires.

2. L'embryogénie comparée des vers démontre que les diverses classes de ce type passent tantôt par une, tantôt par deux, tantôt par les trois stades que nous venons d'indiquer. La classification des vers, par rapport à ces stades, peut être formulée comme suit :

A. Les Platodes passent seulement par le stade Trochogastrule.

B. Les Némertiens et les Rotateurs par les stades Trochogastrule et Trochophore.

C. Les Annélides et les Géphyriens par les stades Trochogastrule, Trochophore et Trochoneurule.

3. Le développement des Némathelminthes présente d'énormes dificultés pour la comparaison avec l'évolution des autres classes de vers, attendu que chez eux il n'existe point de formes métaboliques. Il se peut que des recherches plus minutieuses sur l'évolution des Nématodes viennent un jour dévoiler le lien génétique qui rattache ce groupe intéressant aux autres vers.

4. En considérant l'évolution successive des vers, il est très facile de reconnaître, dans la phylogénèse de ce type, un progrès considérable, qui a dû s'effectuer pendant l'évolution des plaques médullaires dans la Trochophore ou, en d'autres termes, pendant la transformation de la Trochophore en Trochoneurule. En se fondant sur la présence ou l'absence des plaques médullaires, ou, ce qui revient au même, de la chaîne ganglionnaire ventrale, on peut ranger les vers en deux groupes :

Cephaloneura, pouvus seulement de ganglions céphaliques et de commissures cérébrales.	a) *Trochogastridæ,* qui passent seulement par le stade Trochogastrule — *Platodes.* b) *Trochophoridæ,* qui passent par les stades Trochogastrule et Trochophore — *Némertiens* et *Rotateurs.*
Neuraxonia, pourvus de ganglions céphaliques et d'une chaîne ganglionnaire ventrale.	*Trochoneuridæ* qui passent par les phases : Trochogastrule, Trochophore et Trochoneurule — *Annélides, Géphyriens* et *Nemathelminthes.*

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXIV.

Fig. 1, 2, 3. Les stades correspondants de la segmentation de *Clepsine,* (fig. 1, d'après Whitmann), de *Branchiobdella* (fig. 2, d'après Salensky) et de *Nephelis* (fig. 3, d'après Büstchli). Les segments correspondants sont désignés par les mêmes lettres *a, b, c, x, x'* (macromères, dont trois, *a, b, c* constituent, chez *Clepsine,* l'entoderme et restent, chez *Nephelis,* comme globes vitellins à l'extrémité postérieure de l'embryon).

Fig. 4. Embryon de *Clepsine,* d'après Whitmann; *o,* bouche; *bmd,* bandelettes mésodermiques; *gc,* grosses cellules.

Fig. 5. Les bandelettes mésodermiques et les grosses cellules de *Nephelis; bmd,* bandelettes mésodermiques; *gc,* grosses cellules.

Fig. 6-11. Différents stades du développement de *Clepsine, o,* bouche; *bmd,* bandelettes mésodermiques; *bl.,* blastopore.

Études sur le développement du Vermet.

PAR

M. SALENSKY.

Professeur à Odessa.

(PLANCHES XXV, XXVI, XXVII, XXVIII, XXIX, XXX, XXXI ET XXXII).

PRÉFACE.

Les recherches de Bobretzky (1) sur le développement du système nerveux des mollusques, et les conséquences que les Hertwig (2) ont tirées de la genèse du mésoderme, chez ces animaux, ont provoqué diverses publications récentes. Ces recherches n'ont guère confirmé, ni les résultats annoncés par Bobretzky, ni les déductions des frères Hertwig. On sait que le premier de ces auteurs chercha à prouver que le système nerveux des mollusques dérive du mésoderme. Dans le cas où ces observations auraient été confirmées, l'on aurait été autorisé à considérer les mollusques comme n'etant liés aux autres types du règne animal que par le stade *gastrula*, conformément aux idées de Bobretzky. Déjà Fol (3), dans ses études classiques sur le développement des Ptéropodes, prouva que les ganglions céphaliques de ces mollusques procèdent de l'ectoderme, tout en soutenant l'origine mésodermique des ganglions pédieux. La plupart des observateurs qui étudièrent, après cet auteur, l'évolution des mollusques, notamment Hatschek (1), Haddon (2) et Sarasin (3), sont arrivés à la conclusion que le système nerveux des mollusques procède tout entier et exclusivement de l'ectoderme. Les faits les plus probants à l'appui de cette manière de voir ont été mis en lumière, par Kowalevsky (4), dans ses recherches sur le développement de *Chiton* et de *Dentalium*. Il a réussi à observer les phases initiales de la formation des ganglions pédieux, chez *Chiton* et l'origine des ganglions céphaliques chez *Dentalium*. Kowalevsky est le premier et le seul qui est réussi, jusqu'ici, à observer les tous premiers stades de l'évolution du système nerveux. Cette circonstance m'a déterminé à observer, à mon tour, l'étude du développement des mollusques, et, comme bien on pense, j'ai cru devoir porter en même temps toute mon attention sur l'étude de la genèse du mésoderme. L'évolution et la différenciation de ce feuillet, chez les mollusques, soulève toute une série de problèmes de première importance, dont la solution intéresse, au plus haut point, la morphologie.

---

(1) BOBRETZKY. *Studien über die emb. Entwickl. der Gasteropoden*. Arch. f. micr. Anat. Bd, 13.

(2) R. und O. HERTWIG *Cœlomtheorie*.

(3) FOL. *Sur le développem. de Ptéropodes*. (Arch. de Zool. experim. f. IV).
» *Sur le développem embr. et larvaire des Hétéropodes*. Idem. t. I.
» *Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés*. Idem. t. VIII.

Depuis l'apparition de la " théorie du cœlome „ des frères Hertwig, la question de savoir si les mollusques sont bien, comme le pensent ces auteurs, des pseudocœliens et non des entérocéliens a été abordée par plusieurs auteurs. Les recherches anatomiques de Grobben (5) ont conduit cet auteur à affirmer l'existence d'un enterocèle chez les mollusques. Les recherches embryologiques de Kowalevsky concordent complètement avec les inductions de Grobben et ont porté un coup décisif à la théorie du cœlome des frères Hertwig. Mais Kowalevsky n'a pas suivi, de proche en proche, l'évolution du mésoderme de ces animaux, et n'a pas expliqué les rapports que l'entérocèle de la larve affecte avec la cavité du corps de l'adulte.

---

(1) HATSCHEK. *Ueber die Entwicklungsgeschichte von Teredo.* (Arb. d. zool. Institut zu Wien. Bd, III.

(2) HADDON. *Notes on the developm. of mollusca*, Quarterly journ. of micr. Scien. t. XXII, 1882.

(3) SARASIN. *Entwick. der Bithynia tentaculata*. Arb. aus d. zool. Institut zu Würzburg. Bd, 6.

(4) KOWALEVSKY *Embryogénie du Chiton Polii*. (Ann. du Musée d'hist. natur. de Marseille, t. I.

» *Embryogénie du Dentalium*. Ibidem, t. II.

(5) GROBBEN. *Morphologische Studien über den Harn und Geschlechts-Apparat so wie die Leibeshöhle der Cephalopoden*. Arbeit aus d. zool. Instit. d. Univ. Wien. Bd, V.

La question de l'origine de la première ébauche du mésoderme est encore loin d'être résolue. La plupart des observateurs récents ont essayé de faire dériver le mésoderme de l'entoblaste primitif. Mais d'autres recherches semblent légitimer l'opinion d'après laquelle le mésoderme dériverait exclusivement de l'ectoderme. Pour ce motif, il était d'un grand intérêt d'observer, le plus soigneusement possible, les tous premiers stades de l'évolution de ce feuillet.

Les considérations qui précèdent indiquent les problèmes principaux dont j'avais en vue de rechercher la solution, en abordant la recherche de l'évolution du *Vermetus*. J'ai choisi cet animal par la seule raison que c'était là un matériel que je pouvais me procurer en abondance. Sous plusieurs rapports, les œufs de *Vermetus* sont très peu favorables à cette étude. Leur principal défaut résulte de ce qu'ils se prêtent très mal à la culture et qu'il n'est pas possible de suivre le développement d'un même groupe d'œufs. En outre, les œufs durcis de *Vermetus* sont très cassants, ce qui rend difficile la confection des coupes.

Le développement du *Vermetus* a déjà été observé par le célèbre zoologiste français de Lacaze-Duthiers (1). Le mémoire qu'il a consacré à l'exposé de ses recherches a paru, il y a 25 ans environ, alors que les méthodes d'investigation et les problèmes que se posaient les observateurs étaient tout autres qu'aujourd'hui. Il est de toute évidence que cet ouvrage ne peut répondre à toutes les exigences de la morphologie moderne.

---

(1) DE LACAZE-DUTHIERS. *Mémoire sur l'Anatomie et l'embryologie du Vermet*. (Ann. des sciences naturelles, 4^{me} série, t. XIII)

I^re PÉRIODE.

Segmentation et formation des feuillets embryonnaires.

Je n'ai pu observer les tous premiers stades de l'évolution, et je ne suis en mesure de faire connaître ni les phénomènes de la maturation de l'œuf, ni ceux de la fécondation. Comme je n'ai pas réussi à me procurer des œufs en voie de maturation, la question concernant l'apparition des cellules de rebut reste ouverte.

L'œuf non segmenté se constitue d'un corps protoplasmique et d'éléments deutoplasmiques. Le protoplasma siège au pôle germinatif; quant au deutoplasma, il constitue la plus grande portion de l'œuf. J'ai eu à ma disposition un nombre fort restreint d'œufs arrivés à maturité, mais non encore segmentés; aussi ne m'a-t-il pas été donné d'observer la forme et la situation de leur noyau.

Comme la structure de l'œuf de *Vermetus*, ou, en d'autres termes, la distribution du protoplasma et du deutoplasma (fig. *A*), est semblable à celle de l'œuf des autres mollusques, on peut supposer déjà, à priori, que la segmentation doit s'y opérer d'après un plan commun à tous les mollusques, ce qui a lieu en effet. Les descriptions détaillées que Fol (1) et Blochmann (2) ont données de la segmentation, chez les gastéropodes, me permettent de traiter sommairement la description des différents stades de la segmentation, chez *Vermetus*.

Au premier stade de la segmentation que j'ai observé, l'œuf est divisé, par un sillon méridien, en deux globes, dont chacun se compose de protoplasma et de deutoplasma (figure *B*). Le protoplasma siége au pôle germinatif ou dorsal, le

---

(1) H. Fol. *Etudes sur le développement des mollusques.* (Arch. de zool. expériment. T. VIII.

(2) Blochmann. *Ueber die Entwickelung der Neritina fluviatilis.* (Zeitschr. f. wiss. zool. Bd, 36).

deutoplasma au pôle opposé. Au cours de l'évolution, l'un des segments se subdivise, par un nouveau sillon méridien, en deux globes (fig. *C*). Le second segment ne tarde pas à se subdiviser, à son tour, en deux portions (fig. *D*), de telle manière que dans ce dernier stade, l'œuf est divisé en quatre gros blastomères. Il a perdu, à ce moment, sa forme, et affecte l'apparence d'une lamelle composée de quatre segments disposés en croix. Ces quatre blastomères sont les cellules mères qui, par la suite, donnent naissance à l'ectoderme et à l'entoderme. Les premiers éléments qui en dérivent sont des micromères ou, en d'autres termes, des cellules ectodermiques.

La formation de ces dernières s'opère, comme chez tous les mollusques, par la séparation du protoplasma qui occupe le pôle germinatif de chacun des macromères. Les quatres micromères primitifs occupent le pôle germinatif de l'œuf. Je n'ai pas réussi à observer tous les stades du début de la segmentation, en ce sens que je ne puis dire si tous les quatre micromères primitifs apparaissent simultanément ou successivement, comme cela a été signalé, dans d'autres Mollusques, par Warneck et par Blochmann. Il est probable qu'ils apparaissent successivement; dans des coupes d'œufs dans lesquels les micromères ne sont pas encore complètement formés, les noyaux de quelques-uns montrent déjà une forme caryocinétique (fig. 1, *ksp.*) tandis que d'autres sont encore indivis.

Après la séparation des micromères de la première génération, a lieu la formation de ceux de la deuxième. La portion protoplasmique de chaque macromère s'amasse au pôle germinatif et fait saillie à la périphérie des premiers micromères. Elle se soulève, de plus en plus, au-dessus de la surface des macromères, et vient occuper une position intermédiaire entre deux macromères adjacents, répondant à l'angle formé par deux micromères voisins de la première génération (fig. *E* et *F efgh*). La figure *E* représente le début de la formation des micromères de la deuxième génération; en *F*, le processus est achevé.

Au stade suivant le protoplasma des macromères est de nouveau refoulé en dehors des micromères de la deuxième génération; le processus qui aboutit à la formation des micromères de la troisième génération est, de tous points, semblable à celui que j'ai signalé au stade précédent. Le protoplasme se loge dans les angles, entre les micromères de la première et ceux de la deuxième génération (fig. *G*). On voit bientôt apparaître les quatre micromères de la troisième génération (fig. *G, iklm*). Probablement les quatre micromères de la quatrième génération ne tardent pas non plus à se montrer (fig. *H, nopq*). L'œuf comprend alors vingt segments, dont quatre macromères et seize micromères. Ces derniers éléments sont disposés radiairement autour du pôle germinatif. Chaque génération de micromères constituée de quatre cellules, dès le moment de son apparition, occupe une situation déterminée. Tout l'œuf peut être divisé en quatre rayons et en quatre inter-rayons. Les rayons répondent aux macromères et aux micromères de la première génération. Les micromères de la deuxième génération siègent entre ceux de la première et caractérisent les inter-rayons. Les micromères de la troisième génération rèpondent aux rayons, les micromères de la quatrième aux inter-rayons.

Cette régularité dans l'arrangement des blastomères ne peut être constatée que jusqu'au moment où l'œuf se trouve divisé en vingt segments, dont quatre macromères et seize micromères. Aprés ce stade, les micromères s'aplatissent; observés de la surface, leurs limites ne sont plus nettes. On ne peut juger du nombre des micromères que par celui des noyaux. Comme les nouvelles cellules apparaissent à l'extrémité orale et, plus tard, à la face orale de l'œuf, il devient très difficile de suivre, de proche en proche, sur des œufs vivants, la marche de l'épibolie; mais ce processus peut être observé sur des coupes.

Aux premiers stades de l'évolution, les micromères représentent de grosses cellules élevées, chacune pourvue d'un noyau présentant un réseau chromatique très apparent. Leur protoplasma, est finement granuleux. Quant à la forme des cellules, elle est très variée et dépend principalement de la pression mutuelle des cellules. La forme et le volume des micromères ne varient guère jusqu'au stade où l'on en compte seize; c'est pourquoi je ne figure qu'une seule coupe (fig. 2); elle montre nettement la structure des micromères ainsi que les rapports qu'ils affectent avec les macromères.

Fol, le premier, donna une description exacte de la segmentation de l'œuf des Mollusques et se rendit compte du rôle que jouent les macromères pendant l'épibolie. Il montra que, chez les Ptéropodes et les Hétéropodes, la formation des micromères s'opère aux dépens du protoplasma des macromères. Chez les Ptéropodes, pendant toute la durée de la segmentation, les portions protoplasmiques des cellules nutritives (macromères) s'accumulent, à diverses reprises, au pôle germinatif de l'œuf, après quoi elles donnent naissance à de nouvelles cellules qui se joignent aux cellules primitives. Fol ne mentionne pas la formation de nouveaux micromères par division des micromères primitifs. Il est fort probable que, chez les Ptéropodes, toutes les cellules de l'ectoderme, jusqu'à l'achèvement de l'épibolie, sont produites par le fractionnement des portions protoplasmiques des macromères. Blochmann est arrivé aux mêmes conclusions, dans son étude sur le développement de *Neritina*.

En ce qui concerne *Vermetus,* je puis complètement confirmer les observations faites par Fol, chez les Ptéropodes. La migration du protoplasme des macromères, à partir du pôle germinatif ou aboral de l'œuf, vers son pôle oral ou végétatif s'observe facilement, sur des coupes, aux divers stades de la segmentation. Les micromères de la première génération constituent ensemble une lamelle composée de quatre cellules, qui siège au pôle germinatif de l'œuf. Les portions protoplasmiques des macromères se juxtaposent aux bords de cette lamelle et donnent naissance à de nouveaux micromères; la lamelle s'étend, son accroissement marginal résultant de ce que de nouvelles cellules formées aux dépens des macromères, viennent se placer en dehors des cellules antérieurement formées; ce bord gagne peu à peu l'équateur, puis dépasse cette ligne et se rapproche peu à peu du pôle oral ou végétatif de l'œuf.

Sur les coupes représentées fig. 2 et fig. 3, ce rapport des portions protoplasmiques et des micromères est nettement reconnaissable. La figure 4 représente une coupe pratiquée à travers l'œuf au stade où les micromères s'aplatissent et intéressent une moitié environ de l'œuf. Les micromères marginaux confinent déjà à l'équateur de l'œuf. La coupe n'a pas passé à travers les amas protoplasmiques de tous les macromères, mais d'un seulement d'entre eux. Elle montre que cette portion est située en dessous de l'équateur de l'œuf et avoisine son pôle oral (fig. 4, *Ppm*). A ce stade du développement, les micromères sont fortement aplatis. Leur nombre, reconnaissable sur chacune des coupes, est peu considérable; l'accroissement du nombre des micromères, pendant le processus de l'épibolie, marche très lentement. C'est l'aplatissement et l'extension en surface de chacun des micromères, et non leur multiplication, qui sont la cause principale de l'épibolie.

Pendant toute la durée de l'épibolie, jusqu'au moment où les micromères recouvrent la face orale de l'œuf, le rôle des macromères consiste dans la production de nouveaux micromères par une sorte de bourgeonnement, pour nous servir de l'expression bien choisie que Fol a employée pour désigner le processus de formation des micromères des Mollusques. Bientôt les micromères, formant ensemble une mince couche ectodermique, enveloppent les trois quarts de l'œuf; à ce moment, les macromères se fractionnent à leur tour, et la symétrie radiée, bien accusée au début, dans la répartition des macromères et des micromères, disparaît.

Afin de rendre plus facile la description des phénomènes ultérieurs du développement, je désigne les macromères par les lettres *A*, *B*, *C*, *D*.

L'allongement de l'œuf dans la direction de l'un de ses axes est d'une grande importance morphologique, attendu qu'il permet de déterminer les faces principales du futur embryon, ses extrémités céphalique et caudale et ses côtés droit et gauche. L'axe allongé passant par les macromère *A* et *C* devient l'axe transversal de l'embryon. *A* répond à sa face droite, *C* à sa face gauche. L'axe raccourci de l'œuf traversant les macromères *D* et *B* devient l'axe longitudinal de l'embryon. La face ventrale répond au blastopore, la face dorsale se reconnaît, dès le début, parce qu'elle est le siége des micromères primitifs. En conséquence, l'axe organique de l'œuf répond à l'axe dorso-ventral de l'embryon.

La multiplication des macromères débute à l'extrémité céphalique de l'embryon : un nouveau macromère *D'* apparaît entre *D* et *C*, à gauche de *D* (fig. *J*). A en juger d'après sa situation, il est très probable qu'il est le produit de la division du macromère *D*. Aussitôt après *D'*, un nouveau macromère figuré en *K* apparaît, quelque peu en avant, entre lui et *B*. Je le désigne par *B'*, car, d'après sa situation, il semble dériver de *B*. Ce menu macromère siège à la face ventrale et n'est point visible de la face dorsale, y étant recouvert par les micromères.

La cellule *B'* est la première qui se montre à la face ventrale, entre les macromères. Cette cellule ainsi que toutes celles qui apparaissent dans son voisinage donnent naissance à l'entoderme secondaire.

L'œuf, représenté en *K*, a subi quelques changements. Les coupes démontrent nettement que la face où la cellule *B'* a apparu et qui représente la face ventrale, plane au début, tend à devenir concave. Cette invagination, très peu marquée au début (fig. 5), est l'indice de la formation de la *gastrula*. Elle est délimitée par les macromères ou, en d'autres termes, par l'entoderme primitif.

L'intérêt principal de l'évolution se concentre, dès à présent, sur la formation de nouvelles cellules qui tapissent le plancher de l'invagination gastrulienne et sur la division de la cellule *D*. Sur des œufs entiers éclaircis, il est fort difficile de suivre, de proche en proche, l'individualisation de nouvelles cellules à la face ventrale. Il est excessivement difficile de préciser quels sont les macromères dont elles dérivent, attendu que les sillons qui délimitent ces derniers siègent dans la profondeur de l'œuf. Sur des coupes, il est plus facile de s'orienter dans la marche de la segmentation, bien que, par cette méthode, l'on n'aboutisse pas toujours, non plus, au résultat voulu.

Au stade figuré en *L*, le nombre des cellules occupant le milieu de la face ventrale a augmenté jusqu'à trois. L'une d'elles est interposée entre les macromères *A* et *B* (*A'*). La deuxième est située vis-à-vis de la cellule *C* (*C'*), enfin la troisième *D''* est logée vis-à-vis de la cellule *D*. J'incline à croire que la première de ces cellules entodermiques dérive du macromère *A* et la deuxième du macromère *C*. Ces trois cellules sont aussi reconnaissables, à la surface de l'œuf, dans les stades suivants figurés en *M* et en *N*, jusqu'au moment où elles s'enfoncent complètement et sont refoulées dans la profondeur de l'œuf par les cellules de l'entoderme secondaire.

A la face dorsale, la multiplication des macromères marche encore très lentement, dans les stades figurés en *M*, *N* et *O*. Au stade figuré en *M*, la cellule *D'* s'allonge dans la direction de la longueur de l'embryon, au stade figuré en *N*, elle se partage en deux portions.

A la face ventrale siègent trois cellules décrites au stade précédent. Au stade figuré en *M*, j'ai oublié de les désigner par des lettres, mais on les reconnaît, dès que l'on compare le stade *M* avec celui qui est figuré en *L*.

Aux stades plus avancés, la cellule *D'* se fractionne de telle manière que déjà, au stade figuré en *N*, on trouve, à sa place, deux cellules *D''* et *D'''*. Ces deux cellules adhèrent au macromère *C* qui est très volumineux. Il est très difficile de déterminer la genèse de toutes les cellules qui siègent à la face ventrale de l'embryon. Entre les cellules *A* et *C*, ont apparu deux petites cellules C^2 et C^3 qui siègent dans la profondeur de l'invagination gastrulienne et qui sont peut-être le produit de la cellule *C*. Le bord de l'invagination gastrulienne est délimité par trois petites cellules D^{IV}, D^{V} et D^{VI}, situées en dessous de la cellule *D*. Ces dernières sont encore reconnaissables au atade *O,* à la face ventrale (côté gauche de la fig. *O*). Dans les stades subséquents figurés en *P, Q, R*, *S*, l'aspect du bord de l'invagination gastrulienne se modifie, grâce probablement à ce que les cellules D^{IV}, D^{V} et D^{VI} sont refoulées dans la profondeur et se recouvrent d'autres cellules plus volumineuses.

Au stade *P*, au lieu des trois cellules *D,* on n'en trouve plus que deux : D^{V} et D^{VI}. Au stade *R,* on distingue de nouveau trois cellules, mais plus grosses; au stade *S*, aucune de ces cellules n'est plus reconnaissable, mais, en arrière du blastopore, siège un seul gros macromère. En même temps, l'œuf acquiert un aspect semblable à celui qu'il avait revêtu à des stades reculés de son développement, au début du fractionnement des macromères. A la face orale l'aspect de l'œuf s'est aussi modifié. Au stade *P,* on distingue sept macromères dont la position est tout autre que celle qu'ils occupaient au stade *O*. Au stade *P,* il est encore possible de reconnaître les macromères primaires *A*, *B, C, D*. J'ai désigné provisoirement les autres macromères par C', C'', D'' (stade *P*); je dis provisoirement, parce que je n'ai pas réussi à suivre, de proche en proche, la division des macromères. Les œufs du Vermet ne se développent que dans des sacs fixés à la coquille. Une fois les œufs isolés, leur évolution s'arrête.

Vers la fin de la segmentation, l'invagination gastrulienne s'approfondit; son orifice qui représente le blastopore (fig. *Q. bl*) devient circulaire et se dessine plus nettement à l'extérieur. Déjà, sur des œufs préparés et éclaircis, on peut remarquer que le blastopore est délimité par des cellules ectodermiques, hyalines et volumineuses. Je considère ce moment comme marquant la fin de la segmentation, attendu qu'à ce stade l'œuf représente une *gastrula* et que son développement ultérieur consiste dans la différenciation de l'entoderme secondaire et dans l'apparition des premières ébauches des organes.

La formation de l'entoderme secondaire ne peut être étudiée qu'à l'aide des coupes; les cellules de ce feuillet sont si petites et si claires qu'on les distingue difficilement en examinant les œufs entiers. Pour que le lecteur puisse mieux suivre ce processus, je commence la description des coupes à partir du stade où s'achève l'épibolie et où débute le fractionnement des macromères, que j'appelle cellules de l'entoderme primitif.

Au moment où la division des macromères commence à se produire, l'invagination de la portion orale de l'œuf est encore peu marquée. Au stade représenté fig. 4, l'œuf, convexe à sa face aborale, l'est moins à sa face orale. L'entoderme primitif est délimité par les bords de la couche ectodermique, qui revêt toute la face aborale de l'œuf. Les cellules ectodermiques, excessivement planes, sont peu nombreuses; elles sont pourvues d'un protoplasma finement granuleux, qui tient en suspension de gros noyaux. Celles d'entre elles qui intéressent la face orale et délimitent le blastopore ne se distinguent nullement de leurs congénères et, comme à ce stade, elles sont extrêmement aplaties, le blastopore n'est point reconnaissable dans des œufs entiers. Mais sur des coupes, on peut facilement constater qu'il intéresse la plus grande portion de la face orale et qu'il est circulaire. Les modifications essentielles que l'on constate dans les macromères consistent en ce que leurs portions protoplasmiques siègent exclusivement maintenant à la face orale. Il arrive quelquefois que, dans la même coupe, on peut distinguer, à la fois, les portions protoplasmiques de tous les macromères.

La fig. 5 représente la coupe d'un œuf arrivé à un stade voisin du stade *K* déjà décrit. La face orale de l'œuf devient concave. Cette invagination, encore insignifiante, représente l'ébauche de la cavité gastrulienne primitive. On remarque, dès à présent que, dans la région antérieure de l'embryon, elle est plus profonde que dans sa portion postérieure. Cette forme de l'invagination gastrulienne persiste à des stades plus avancés et même elle s'accuse davantage.

La multiplication ultérieure des macromères qui s'observe facilement sur des œufs entiers, a été décrite plus haut. Aussi je passe immédiatement à la description de la formation de l'entoderme secondaire, qui ne peut être observée qu'à l'aide de coupes. La formation des cellules de ce feuillet débute à peu près au stade *O*. J'ai figuré, fig. 6, 6 *A* et 6 *B*, trois coupes longitudinales d'un œuf arrivé à un stade voisin de celui que j'ai représenté en *O*.

L'examen de ces figures démontre que l'invagination primitive s'est approfondie ; elle est dirigée obliquement vers l'extrémité antérieure de l'œuf. Les macromères continuent à se multiplier ; c'est, dans les macromères oraux, que le processus de la division est surtout actif. Le plancher de l'invagination gastrulienne est tapissé par quelques petits macromères engendrés par les macromères primitifs. Leurs portions protoplasmiques regardent la face orale de l'œuf. La limite antérieure de l'invagination est constituée par les cellules D^{IV} et D^{V} ; le plafond de l'invagination est délimité par de petits macromères (*Ens*) qui, à en juger d'après leur situation, sont engendrés par les gros macromères logés au-dessus. La cellule *B* délimite la portion postérieure de l'invagination. Entre cette cellule et la cellule D^{IV}, sont interposées les petites cellules hyalines *Ens*, *Ksp*, (*Ens*). Elles possèdent des noyaux très particuliers. Ces cellules représentent les premières ébauches de l'entoderme secondaire.

Il est fort difficile de suivre, de proche en proche, la genèse de ces cellules. Quoique j'aie examiné un grand nombre de coupes de différents stades de la segmentation, je n'ai pu acquérir la certitude que les cellules de l'entoderme secondaire dérivent des petits macromères. A en juger d'après la situation et la structure de l'entoderme secondaire, une semblable genèse paraît probable.

Les coupes que je figure en 6, 6 *A* et 6 *B*, bien qu'elles n'établissent pas l'origine des cellules de l'entoderme secondaire, expliquent les rapports que ces dernières affectent avec les macromères, qui tapissent le plancher de l'invagination. Sur la figure 6, on distingue, au fond de l'invagination gastrulienne, deux macromères dont le plus volumineux adhère au gros macromère postérieur et le plus petit (*Ens*) au macromère antérieur. Ce dernier se compose d'une portion deutoplasmique ou supérieure et d'une portion protoplasmique ou inférieure. Son protoplasma finement granuleux ne renferme pas de noyau. A la place qu'il devrait occuper, se voient quelques granules qui sont aussi sensibles à l'action du carmin que la substance chromatique des noyaux ordinaires. Sur la coupe suivante, à l'endroit qui correspond au petit macromère, se voit une cellule de l'entoderme secondaire; son protoplasma hyalin tient en suspension un groupe de granules chromatiques très avides de carmin. En arrière de ce groupe, se trouve un petit macromère, dont le protoplasma regarde l'invagination; lui aussi renferme, au lieu d'un noyau ordinaire, un amas de granules chromatiques.

La figure 6 *B* montre bien que ces granules sont effectivement des éléments chromatiques. On y distingue trois cellules de l'entoderme secondaire; deux d'entre elles sont complètement séparées l'une de l'autre, séparées aussi des macromères contigus. La troisième, qui siège au-dessus et est évidemment de formation plus récente, n'en est pas encore séparée. Dans l'un des éléments de l'entoderme secondaire *Ksp* (*Ens*), qui adhère au macromère antérieur, les granules sont disposés en deux rangées et sont réunis entre eux par des filaments grêles à direction transversale. Ce groupe de granules constitue une figure en tous points semblable aux figures caryocinétiques des noyaux. Dans la cellule gauche (*Ens*), l'on voit aussi un groupe de granules chromatiques, et dans la cellule superposée et qui évidemment n'est pas complètement indépendante du macromère, l'on distingue des granules chromatiques réunis par des fils exigus, en somme une figure caryocinétique coupée.

En rapprochant ces faits les uns des autres, je crois être autorisé à conclure : 1° Que les granules chromatiques des petits macromères représentent les noyaux de ces cellules; 2° que cette apparence particulière est due à ce que ces noyaux se multiplient par voie indirecte et 3° que les cellules de l'entoderme secondaire sont le produit de cette division des macromères; elles aussi présentent, comme les petits macromères, des amas de granules chromatiques au lieu de noyaux ordinaires.

Le processus de la division des cellules de l'entoderme secondaire paraît ne différer, en rien d'essentiel, de la division mitosique des cellules; mais il est difficile d'étudier les détails du phénomène, à raison de l'exiguité des éléments.

La prolifération des cellules de l'entoderme secondaire, qui débute au plancher de l'invagination gastrulienne, s'étend bientôt aux bords de cette dernière. Au début, les cellules de l'entoderme apparaissent par amas; bientôt elles se réunissent en un seul groupe, remplissant toute la cavité de l'invagination et s'étendant, au dehors, sous la forme d'une languette. Cette saillie proémine par le blastopore. Au stade figuré en *R*, l'entoderme secondaire affecte cette forme, comme le démontre la coupe figurée en 7. L'invagination primitive s'approfondit toujours; son plancher reste toujours tapissé par de petits macromères. Une assise excessivement mince de cellules ectodermiques à gros noyaux enveloppe l'embryon.

A ce stade du développement, le bord antérieur du blastopore est déjà épaissi, et cet épaississement est dû à l'accroissement des cellules ectodermiques dont il se constitue. Ces dernières deviennent cuboïdes et leur volume l'emporte de beaucoup sur celui des autres cellules. Sur la coupe représentée fig. 7, on distingue deux ou trois cellules semblables. (*Cs*) L'épaississement du bord du blastopore constitue la première ébauche de la portion céphalique de l'embryon. Dans la suite, les cellules dont il vient d'être question seront employées, au moins en partie, à la formation de la ligne sincipitale vibratile et des voiles.

Le bord postérieur du blastopore s'épaissit plus tard. La languette saillante par le blastopore dépendant de l'entoderme secondaire, est toujours bien visible. Les cellules qui la constituent se distinguent, à première vue, de toutes les autres cellules de l'embryon. Elles sont rendues polyédriques, probablement par la pression qu'elles exercent les unes sur les autres et rappellent, par là, les cellules d'un parenchyme végétal. Comme on l'observe dans les cellules des tissus végétaux, les contours des éléments de l'entoderme secondaire sont très apparents; leur protoplasma hyalin se colore très faiblement par le carmin, tandis que leurs noyaux et les granules du deutoplasma fixent énergiquement les matières colorantes. Chaque cellule possède un noyau sphérique très facile à distinguer des noyaux de l'ectoderme, grâce à son volume peu considérable et à un épais réseau de substance chromatique.

La saillie formée par l'ébauche de l'entoderme secondaire est si exceptionnelle que l'on serait tenté de supposer qu'il s'agit là d'une anomalie. Mais j'ai pu me convaincre de la constance de cette particularité à certains stades de l'évolution. Peut-être dépend-elle de l'étendue comparativement considérable du blastopore, au stade dont il s'agit et au stade subséquent figuré en 8.

Dès que le blastopore se rétrécit et devient un orifice de faibles dimensions, l'entoderme secondaire rentre et gagne le fond de l'invagination gastrulienne.

La fig. 8 représente une coupe longitudinale d'un œuf arrivé à un stade un peu plus avancé que celui qui a été figuré en 7, mais possédant toujours un blastopore circulaire fort étendu, siégeant vers le milieu de la face orale. Ce stade répond à peu près au stade *S*. La prolifération des cellules de l'entoderme secondaire a fait de notables progrès. L'amas formé par ces cellules proémine toujours au dehors. La forme de l'œuf et la différenciation de l'ectoderme montrent un certain progrès comparativement au stade précédent. L'extrémité antérieure de l'œuf est notablement plus renflée que l'extrémité postérieure. Cette forme de l'œuf est caractéristique au moment de l'apparition des ébauches des voiles, du pied et de la coquille.

La forme de l'entoderme secondaire reproduit celle de l'embryon lui-même. Il représente un amas cellulaire renflé à son extrémité antérieure et aplati en arrière. Les cellules de l'entoderme primitif, en d'autres termes les macromères sont orientés de façon à ce que leur portion protoplasmique regarde l'entoderme secondaire. Dans des coupes, l'on peut constater que la portion protoplasmique de chaque macromère adhère aux cellules de l'entoderme secondaire. Dans quelques-uns d'entre eux, se voient des noyaux; dans d'autres, des granules de substance chromatique.

L'ectoderme qui revêt la face dorsale de l'embryon est formé de cellules aplaties.

Les cellules qui délimitent le bord antérieur du blastopore sont plus volumineuses. Dans quelques œufs, la cellule marginale antérieure s'est divisée en deux portions, dont l'une siège au bord du blastopore, tandis que l'autre est refoulée en dedans, de façon à prendre part à l'invagination. Cette dernière représente la cellule œsophagienne.

Le bord du blastopore est formé extérieurement par une masse compacte, finement granuleuse et striée radiairement. Dans la suite, il se recouvre de cils vibratiles. La portion de l'ectoderme qui siège à la face orale en arrière du blastopore, s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure de l'embryon.

Les cellules marginales *(Cp.)*, qui constituent le bord postérieur du blastopore, s'étendent, dans l'invagination primitive, de telle manière que le blastopore représente un tube s'ouvrant dans l'invagination primitive, laquelle est remplie par les cellules de l'entoderme secondaire. La portion postérieure de l'ectoderme de la face ventrale est déjà couverte de cils très délicats. Cependant la division des cellules qui bordent, en avant le blastopore et la formation de l'œsophage ne sont pas caractéristiques pour le stade figuré en 8. Quelquefois ces phénomènes ne commencent qu'à des stades plus avancés.

Vers la fin de cette période, le blastopore, qui jusqu'ici occupait une situation à peu près centrale et représentait un orifice circulaire fort large, commence à se rétrécir et à gagner l'extrémité postérieure de l'embryon (fig. *T*). On peut distinguer, même dans des œufs entiers, une portion centrale et une portion périphérique de l'entoderme. La première qui, dans les œufs préparés, affecte la forme d'une bande longitudinale de couleur plus pâle que celle de la portion périphérique est l'entoderme secondaire. La seconde, composée de grosses cellules jaunes ou macromères, est le reste de l'entoderme primitif. Le blastopore siège à l'extrémité postérieure de la bande médiane.

Bien que les lèvres du blastopore ne se soudent jamais entre elles, cet orifice devenant directement l'ouverture buccale, l'on observe cependant un rétrécissement progressif de cet orifice, analogue à celui qui, chez d'autres animaux, amène l'occlusion du blastopore. Il est à remarquer toutefois que, en ce qui concerne la direction suivant laquelle s'opère cette réduction, les choses ne se passent pas ici comme dans les autres mollusques. Tandis que, chez les formes étudiées par Rabl, Blochmann et Kowalevsky, le blastopore affecte la forme d'une fente longidinale et que la soudure des lèvres de la fente progresse d'arrière en avant, chez *Vermetus*, la fente, d'abord ovalaire à grand axe transversal, devient ensuite circulaire.

Le mésoderme se montre tardivement : Il paraît avec les ébauches des organes externes de l'embryon. Aussi la formation de ce feuillet sera-t-elle décrite après la genèse de ces derniers organes.

La glande préconchylienne se montre, de bonne heure, à la face dorsale de l'embryon, à des stades où nul vestige du mésoderme n'est encore reconnaissable. Elle apparaît sous forme d'une invagination insignifiante de l'ectoderme, dont les parois sont formées de cellules cylindriques, volumineuses, à protoplasma hyalin et à gros noyaux granuleux (fig. 12, *A*, *B*, *Gcch*). Le mode de formation de cet organe ne diffère en rien de celui du même organe des autres mollusques, où il a été décrit notamment chez *Calyptræa* (Salensky), *Lymneus* (Ray Lankester), *Pteropodes* (Fol), *Natica*, *Fusus* (Bobretzky) et autres. Les changements que subit l'ébauche primitive ne diffèrent pas non plus essentiellement de ceux que subit cet organe dans d'autres mollusques.

La glande préconchylienne, en s'enfonçant graduellement, acquiert la forme d'une soucoupe. Les cellules qui tapissent son plancher s'aplatissent, les cellules marginales conservant leur volume primitif et formant ensemble un bourrelet marginal qui, par la suite, donne naissance au manteau. Au fur et mesure que la glande préconchylienne progresse dans son évolution, elle sécrète les premiers rudiments de la coquille consistant, au début, en une mince membrane cuticulaire. Il est difficile d'obtenir, sur une coupe, la coquille en entier; elle est si mince qu'elle se déchire d'ordinaire pendant les manipulations que l'on fait subir à l'embryon. Ses bords seuls se conservent intacts.

MODIFICATIONS GÉNÉRALES DE LA FORME DE L'EMBRYON.

Premières ébauches des Organes.

Je commence la description des modifications externes de l'embryon, à partir du stade où il affecte la forme d'un ovoïde dont l'axe principal, dirigé d'avant en arrière, traverse le blastopore.

L'entoderme secondaire, qui se voit à travers l'ectoderme, affecte encore la forme d'une mince bande blanchâtre qui, à partir du blastopore, se dirige vers l'extrémité antérieure de l'embryon et se trouve bordée, à droite et à gauche, par les grosses cellules de l'entoderme primitif.

Un semblable embryon est figuré en *T* et en *U*. Quand on a observé plusieurs embryons arrivés à ce stade du développement, l'on s'aperçoit que les cellules de l'entoderme primitif présentent, tant au point de vue de leur groupement qu'en ce qui concerne leur nombre, des variations individuelles assez étendues. Je n'ai pu trouver deux œufs absolument semblables sous ce rapport.

A des stades plus avancés, on remarque la même variabilité dans la distribution des cellules de l'entoderme primitif; cependant il n'en résulte aucune différence dans les résultats de l'évolution. De semblables variations individuelles ont été déjà signalées chez différents animaux, pendant la segmentation. Je citerai *Branchiobdella* où ces particularités individuelles sont remarquablement accusées.

Les phénomènes les plus importants qu'il y a lieu de signaler, à cette période de l'évolution, sont : la migration du blastopore de la portion postérieure de l'embryon vers sa portion antérieure, la formation de la glande préconchylienne et l'apparition des ébauches du pied et des voiles.

Les dernières phases du développement des organes externes seront décrites, en détail, dans le chapitre suivant.

Le blastopore qui, au stade figuré en *U*, s'était réduit à un petit orifice, s'étend de nouveau notablement au stade subséquent figuré en *V*, *X (bp.)*.

Bien que l'accroissement du blastopore s'accuse nettement, j'incline à croire qu'il faut le considérer comme un phénomène d'importance secondaire, voire même accidentel. Tandis que le blastopore conserve toujours la forme d'une fente transversale ovalaire, sa situation, aux stades dont il s'agit, commence à se modifier. Si l'on compare les stades figurés en *U* et *V* avec celui que représente la figure *X*, il n'est pas difficile de constater que le blastopore est refoulé graduellement vers l'extrémité antérieure de l'embryon. Au cours de l'évolution, cette migration s'accuse de plus en plus.

Durant la formation de la glande préconchylienne, l'embryon devient pyriforme (fig. *Y*). Son extrémité postérieure s'effile notablement, tandis que, par contre, son extrémité antérieure se dilate énormément. Au stade figuré en *Y*, le blastopore subit des modifications importantes. Son bord antérieur épaissi se divise en deux lobes. Ce sont les premières ébauches du voile. Entre les deux lobes, se trouve interposée une rangée de cellules ciliées qui se distinguent facilement sur des coupes. Ces cellules dérivent de celles qui se montraient déjà ciliées, alors que le blastopore affectait encore la forme d'un large orifice ovalaire. Au stade dont il s'agit, leur nombre et leur volume se sont notablement accrus.

Au bord postérieur du blastopore, qui représente l'ébauche du pied, se montrent aussi des rangées de cellules ciliées qui, par la suite, seront interposées entre les ébauches des ganglions pédieux.

Au stade subséquent figuré en *Z*, la migration du blastopore a notablement progressé. Le blastopore a déjà dépassé le milieu de la face ventrale. Quant à l'évolution du pied et du voile, elle a très peu avancé. Les deux lobes du voile délimitent toujours l'ouverture buccale (le blastopore) et n'intéressent pas les faces latérales de l'embryon.

Au stade figuré en *W*, les deux lobes du voile affectent déjà la forme de deux bandelettes incurvées, très minces, qui, à partir de la bouche, se dirigent, en divergeant, vers la face dorsale de l'embryon où d'ailleurs elles ne se rejoignent jamais. A ce stade, s'opère aussi la différenciation de l'ébauche du pied. Elle apparaît sous la forme d'un épaississement triangulaire situé en arrière de la bouche.

Au stade *W*, cette ébauche ne représente encore qu'un épaississement du bord postérieur de l'ouverture buccale; mais, déjà au stade subséquent figuré en *A'*, elle apparaît sous forme d'un large tubercule sémilunaire, dont le milieu est déprimé, et dont les bords font saillie.

L'enfoncement médian est l'ébauche de la glande pédieuse postérieure; cependant cette glande ne se développe que plus tard.

L'évolution des autres organes a aussi fait des progrès. La coquille qui a fait son apparition au stade précédent et affectait, au début, la forme d'une soucoupe, s'accroît notablement; il en est de même de la glande préconchylienne qui maintenant s'étend plus en avant. Elle embrasse toute l'extrémité effilée de la larve. La partie antérieure du corps se renfle considérablement, d'où il résulte que le voile et le pied se trouvent refoulés en arrière. Aux deux côtés de l'ouverture buccale, quelque peu en avant des voiles, se montrent deux épaississements en forme de boutons, les ébauches des ganglions céphaliques et des yeux. Ces derniers sont déjà développés, à tel point qu'ils sont reconnaissables de la surface.

Au stade figuré en B', on voit apparaître la première ébauche de la cavité palléale. Sous le bord droit de la glande préconchylienne, l'ectoderme délimite une gouttière assez profonde; il forme, en cet endroit, une légère invagination qui deviendra la cavité palléale. L'apparition de cette gouttière est probablement due à la production d'une saillie en forme de vessie, en avant de cette sorte d'échancrure; elle constitue l'ébauche d'un organe embryonnaire qui répond au cœur larvaire (*Larvenherz*) de différents autres Prossobranches. Les voiles s'élèvent notablement au-dessus de la surface de l'embryon. Dans les ébauches communes pour les yeux et les ganglions céphaliques, apparaît du pigment. Le pied prend la forme d'un triangle dont le sommet est dirigé en arrière.

Aux stades figurés en C' et D', la forme de l'embryon s'est encore modifiée. Grâce à l'épaississement de la portion postérieure du corps, déjà revêtue par une coquille, l'embryon perd sa forme pyriforme. Il se renfle à ses deux extrémités et se rétrécit à son milieu. Ce changement de forme annonce le début d'une nouvelle période dans l'histoire des modifications que subit successivement la forme externe de l'embryon; elle aboutit à la forme définitive du Vermet. Il se produit un rétrécissement graduel de la portion antérieure du corps et une dilatation de la portion postérieure.

La symétrie de l'embryon s'accuse davantage à cette période. Sa portion postérieure, revêtue par la coquille, se replie de gauche à droite. Au début, elle affecte la forme d'un large sac séparé de la portion antérieure par un léger sillon, qui s'approfondit par la suite; cette portion de l'embryon se transforme, peu à peu, en un cylindre qui graduellement s'enroule en spirale.

A mesure que la portion postérieure de l'embryon subit ces changements de forme, sa portion antérieure, préorale, se reduit peu à peu. Au stade E et F'', elle est déjà moindre que la portion postérieure; au stade G', elle n'est plus qu'une protubérance peu considérable, siègeant au-dessus des voiles; enfin aux stades H et I', elle disparaît complètement; les voiles occupent alors l'extrémité antérieure de l'embryon.

Comme les stades ultérieurs du développement de *Vermetus* ont été très exactement figurés par Lacaze-Duthiers, je crois qu'il est inutile d'insister davantage sur leur description.

L'évolution du voile et du pied progresse notablement, pendant que la forme extérieure subit les modifications que je viens d'indiquer.

Déjà au stade figuré en C'', les bords des voiles se soulèvent notablement au-dessus de la surface de l'embryon. Au fur et à mesure que la portion préorale de l'embryon se réduit, les voiles se développent davantage. Ils constituent des replis cutanés dans lesquels s'insinue le mésoderme, alors que, dans celui-ci, a déjà apparu une cavité remplie d'un liquide hyalin. Les voiles ont l'aspect de plaques sémi-circulaires, creuses. A des stades plus avancés (J'), ils ont l'apparence de deux disques réunis l'un à l'autre, dans la portion axiale de l'embryon affectent la forme d'un 8.

Le pied acquiert, de bonne heure, une forme triangulaire. Au cours du développement, on peut y distinguer une portion médiane et deux parties latérales. Lacaze-Duthiers a donné une figure exacte de la forme complexe du pied des embryons de *Vermetus*. La subdivion du pied en trois portions, déjà mentionnée par cet auteur, constitue le début des modifications qui aboutissent à la forme définitive, très complexe, de ce mollusque.

Il est, non seulement difficile, mais à peu près impossible d'observer, sur le vivant ou sur des œufs entiers durcis, la formation des premières ébauches des organes, à cause de l'opacité des embryons. Pour suivre de proche en proche ces processus, il faut recourir aux coupes. Nous avons vu les premiers rudiments des voiles et du pied apparaître sous forme d'une tache blanche sur le pourtour du blastopore. L'analyse des coupes faites à travers cette tache, que j'appellerai *tache formative*, permet de reconnaître en quoi consistent les ébauches du pied et des voiles.

J'ai déjà fait observer, dans le chapitre précédent, qu'à des stades très reculés du développement, alors que les cellules de l'entoderme secondaire forment un amas faisant saillie par le blastopore encore fort réduit, on peut distinguer, à l'extrémité antérieure de cet orifice, deux cellules disposées suivant la longueur de la *gastrula* (fig. 7 *Cs*); elles diffèrent des autres cellules ectodermiques par leur volume considérable et leur forme cubique. Ces cellules, que nous pouvons appeler *cellules axiales céphaliques,* caractérisent la région céphalique de l'embryon. L'ectoderme qui siège en arrière du blastopore, ne diffère en rien de l'ectoderme qui revét le reste de la surface de l'embryon. Au stade subséquent figuré en 8, il se modifie aussi. Ses cellules (fig. 8 *Cp*) augmentent de volume, mais restent toujours lamelliformes.

Dans les coupes longitudinales, j'ai pu distinguer deux cellules similaires occupant, à la surface de l'embryon, tout l'espace qui s'étend depuis le bord postérieur du blastopore jusqu'à l'extrémité postérieure de l'embryon. Leur surface est couverte de cils vibratiles (fig. 8, *Cp*).

On se rappelle qu'au début (fig. 5, 6 et même 7), le blastopore occupe une position, à peu près centrale, à la face ventrale de l'embryon. Au fur et à mesure de l'accroissement de l'entoderme secondaire et de son extension en avant, il s'opère un rétrécissement graduel du blastopore, qui gagne peu à peu l'extrémité postérieure de l'embryon. Ce processus s'accuse surtout pendant la période de l'évolution intermédiaire entre les stades *R* et *V*, après laquelle le blastopore se déplace en sens inverse, d'arrière en avant. Ce processus du rétrécissement du blastopore et de son déplacement vers l'arrière, dans la première période du développement, s'observe facilement sur des coupes longitudinales. Si l'on compare les coupes figurées de 7 à 10, il n'est pas difficile de remarquer que ce processus marche parallèlement avec l'évolution de l'entoderme secondaire, dont l'accroissement se produit d'arrière en avant. L'accroissement de l'entoderme secondaire s'accompagne d'une extension progressive, en surface, de cette partie de l'ectoderme qui recouvre la portion antérieure de l'embryon. Ce fait peut être attribué, en partie, à la multiplication des cellules et, en partie, à leur aplatissement. Par contre, la partie de l'ectoderme recouvrant la portion du corps qui siège en arrière du blastopore reste constituée par le même nombre de cellules.

Il en résulte que le rétrécissement du blastopore et son déplacement apparent doivent être attribués à un accroissement progressif de sa lèvre antérieure. Le bord postérieur de cet orifice reste en place, et comme il siège près de l'extrémité postérieure de l'embryon, il est évident que l'orifice lui-même doit se trouver placé de plus en plus loin en arrière.

Passons maintenant à l'analyse des coupes transversales qui nous montreront plusieurs détails importants relatifs à la répartition des cellules ciliées et à leurs rapports de position avec le blastopore. En 11, j'ai figuré une série de coupes pratiquées dans la région de la tache formative d'un embryon déjà muni d'une coquille, mais dans lequel les cellules de l'entoderme secondaire font encore saillie, en dehors, par le blastopore. Ce stade est intermédiaire entre les stades figurés en 9 et en 10, et répond, à peu près, au stade figuré en *X*. Les cellules qui délimitent le bord antérieur de la tache formative sont assez plates (fig. 11, *A*); elles sont bordées de cils fins. Grâce à leur extension en largeur, elles intéressent toute la coupe. Sur la coupe pratiquée plus en arrière, on ne distingue que deux cellules ciliées (fig. 11, *B*, *Cs*); par leur volume considérable, elles diffèrent des cellules ectodermiques voisines, encore dépourvues de cils. Immédiatement en arrière de ces cellules, siège le bord antérieur de l'invagination œsophagienne qui elle aussi est ciliée (fig. 11, *C*).

Ce voile ciliaire n'est point reconnaissable à la paroi antérieure de l'invagination œsophagienne. Sur les coupes suivantes figurées en 11, *E*, seule, la paroi dorsale de l'invagination porte des cils. Il en existe aussi au bord postérieur de l'invagination (fig. 11, *E*) et à sa paroi dorsale (fig. 11, *F*). Cette région ciliée passe insensiblement à l'assise cellulaire formée par les cellules axiales pédieuses (fig. 11, *G*). Bien que les cellules pédieuses s'aplatissent et s'amincissent en arrière, néanmoins elles restent plus grosses, dans l'ébauche du pied, que les cellules qui revêtent le reste de la surface de l'embryon.

De l'examen comparatif de cette série de coupes, l'on peut conclure que, dans les limites de la tache formative, l'ectoderme épaissi s'invagine pour constituer l'ébauche de l'œsophage. A partir du bord antérieur de cette invagination, les cellules ectodermiques forment une bande épaisse, qui s'étend à peu près, en avant, jusqu'au bord de la tache formative; là, elle s'élargit pour former la bande ciliaire céphalique. A partir du bord postérieur de l'invagination, une bande semblable se dirige en arrière; c'est la bande ciliaire pédieuse. Ces deux bandes vont en divergeant, à partir du bord du blastopore; elles ne se réunissent pas entre elles : elles restent séparées l'une de l'autre par les bords latéraux du blastopore.

Aux stades suivant figurés en *W*, *A'* et autres, s'opère la formation du voile. D'après sa situation, il n'est que la continuation immédiate de la bande céphalique, notamment de son extrémité postérieure élargie. Les voiles apparaissent d'abord sous la forme de deux bandes incurvées, composées de cellules cylindriques (fig. 13 *A* et *B*). A droite et à gauche de la bande ciliaire céphalique, se voient deux champs de l'ectoderme dans les limites desquels les cellules sont dépourvues de cils et qui sont délimités par les voiles. Je les désignerai sous la domination de *champs sincipitaux*. Plus tard, on y verra naître les ganglions céphaliques, les yeux et les tentacules. En 13, *A*, est figurée une coupe transversale de cette portion de la région préorale. A droite et à gauche de la coupe, se voient les cellules des voiles. Au milieu de la coupe, siège une cellule appartenant à la bande ciliaire céphalique. Les épaississements de l'ectoderme, situés aux deux côtes de cette cellule, représentent la coupe des champs sincipitaux que je décrirai plus loin : ils constituent, comme je l'ai déjà dit, les ébauches des ganglions céphaliques et des yeux. La région postorale de la tache embryonnaire n'est pas traversée, dans toute son étendue, par la bande ciliaire pédieuse. Cette dernière n'arrive pas à l'extrémité de l'ébauche du pied; pour ce motif, on peut y distinguer, dès maintenant, deux portions : la portion antérieure dans laquelle se formeront les ganglions pédieux, et la portion postérieure où se développe la glande pédieuse postérieure. Pour être bref, je vais désigner la première sous la dénomination de *portion nerveuse;* la seconde sous celle de *portion glandulaire du pied.*

Tout ce que je viens de faire observer suffit pour s'orienter dans la constitution et dans la position des premières ébauches des organes principaux, du pied, des voiles, des champs sincipitaux et de la coquille. Les modifications ultérieures de ces ébauches sont intimement liées à l'évolution des organes internes dont je vais m'occuper.

Formation du mésoderme.

Pour différents motifs, il est très difficile de reconnaître la première apparition des cellules mésodermiques : 1° Le mésoblaste se constitue, à son début, de cellules éparses et peu nombreuses; 2° ces cellules, interposées entre les cellules de l'ectoderme et celles de l'entoderme secondaire, sont très peu apparentes, à raison de cette circonstance que les deux feuillets primordiaux sont accolés l'un à l'autre et que leurs cellules ne diffèrent entre elles que par le volume de leurs noyaux. La question de savoir lequel de ces deux feuillets donne naissance au mésoderme est des plus difficiles à résoudre. L'on pourrait croire, à priori, que les figures caryocinétiques seraient capables de mettre l'observateur sur la voie.

Pour ma part, je comptais beaucoup sur les indications que l'on pourrait tirer de l'examen des cellules en voie de division.

Mais, malgré le nombre considérable de coupes que j'ai pratiquées et étudiées, je n'ai réussi, qu'après bien des tentatives infructueuses, à trouver des embryons montrant le début de la formation du mésoblaste. Tantôt je coupais des œufs dans lesquels le mésoderme faisait encore totalement défaut, tantôt d'autres où les cellules mésodermiques étaient déjà formées. Un fait qui a beaucoup frappé, c'est l'absence totale de figures caryocinétiques, aussi bien dans l'ectoderme que dans l'entoderme. J'ai dû chercher longtemps avant d'arriver à trouver un stade montrant le début de la formation du mésoderme et j'ai eu de la peine à me rendre compte de la raison de mes nombreux insuccès.

Au moment de la formation du mésoderme, la multiplication cellulaire paraît se faire par voie directe.

Le stade dans lequel débute la formation du mésoderme est voisin de celui que j'ai représenté en *Z*. La tache embryonnaire paraît consister en un épaississement des bords du blastopore. Les ébauches des organes externes proéminent à peine au-dessus du niveau de la surface de l'œuf. Dans la région postérieure de l'œuf, l'ébauche de la glande préconchylienne a apparu ; elle a déjà produit une mince coquille qui affecte la forme d'une calotte renversée. En 11, *A* à *K*, j'ai figuré une série de coupes transversales pratiquées dans la portion de l'œuf qui répond au blastopore. Les coupes antérieures figurées en *A* et en *B* ont passé par la bande ciliaire céphalique, en avant du blastopore ; cette dernière se constitue de deux rangées de cellules aplaties et élargies (fig. 11, *A*). Dans le voisinage du blastopore, ces cellules deviennent plus cuboïdes (fig. 11, *B*.)

Dans aucune de ces coupes, l'on ne constate de division, ni des cellules entodermiques, ni des cellules ectodermiques ; l'on n'y distingue pas davantage de cellules mésodermiques. Au niveau de l'invagination œsophagienne, les cellules ectodermique deviennent plus élevées ; elles acquièrent une forme cylindrique. Sur une coupe pratiquée à travers le bord antérieur de l'enfoncement œsophagien, se voit une cellule (fig. 11, *C*, *ms*) divisée en deux, parallèlement à la surface de l'embryon *ms*, *Inb* (a'), Bien que la division soit achevée, les noyaux des deux cellules *ms* et *Inb* (a'), adhèrent encore l'un à l'autre. La cellule *ms* se trouve interposée entre la cellule ectodermique et l'entoderme; elle est certainement mésodermique. Sur la coupe suivante (fig. 11, *D*), des cellules ectodermiques en voie de division se voient à droite et à gauche du blastopore. La situation des cellules *Inb* (a'') et *Inb* (a''') est à peu près symétrique par rapport au blastopore; leur forme est la même. Toutes deux sont allongées et leurs extrémités sont dirigées *Inb* (a') à gauche, *Inb* (a''') à droite. Chacune de ces cellules renferme deux noyaux; l'un d'eux siège à côté des noyaux des autres cellules ectodermiques, dans la portion superficielle de la cellule, le second dans sa portion profonde, engagée en dessous des cellules ectodermiques.

La cellule *Inb* (a') n'est pas encore divisée, tandis que la portion profonde de la cellule *Inb* (a''') s'est complètement séparée de la portion superficielle et occupe la place des cellules mésodermiques.

Les coupes 11 *E* et 11 *F*, pratiquées à travers le blastopore et l'épaississement ectodermique qui le circonscrit, sont surtout instructives en ce qu'elles montrent plusieurs phases de la division des cellules ectodermiques.

La cellule *Inb* (a^{v}) (fig. 11, *F*) renferme un noyau au début de la division. Il est d'une forme ovalaire allongée, et l'on y distingue des indices manifestes d'une division commençante. Dans la cellule *Inb* (a^{vi}, a^{vii}), le noyau est déjà divisé par un étranglement en deux moitiés sphériques, encore réunies l'une à l'autre. Dans la cellule voisine *Inb* (a^{vi}), les deux noyaux sont déjà écartés; l'un siège dans la portion profonde de la cellule et représente le noyau de la future cellule mésodermique, le second, qui occupe la portion superficielle de la cellule, est le noyau de la cellule ectodermique. Des noyaux semblables se rencontrent aussi dans la cellule *Inb* (a^{iv}), avec la seule différence que le noyau ectodermique s'allonge de nouveau, se préparant ainsi, à ce qu'il semble, à une nouvelle division.

Les coupes que je viens de décrire justifient les conclusions suivantes : 1° Le mésoderme se forme aux dépens de l'ectoderme; 2° les cellules ectodermiques qui donnent naissance au mésoderme se multiplient par voie directe ou amitosique; 3° l'ébauche du mésoderme a une répartition bilatérale : le mésoderme se constitue, à son début, de deux plaques que l'on peut comparer aux bandelettes mésodermiques des Annélides. Indépendamment de ces bandelettes mésodermiques, il existe encore, dans les embryons de *Vermetus*, une ébauche mésodermique qui paraît indépendante de ces dernières. Je désignerai cette portion du mésoderme, qui est impaire et siège sous la glande préconchylienne, sous le nom *mésoderme péricardique.* Il donne naissance, en effet, au péricarde, au cœur et à la couche péritonéale du rectum. Comme le mésoderme péricardique apparaît plus tardivement, je ne m'en occuperai pas ici. Au stade que nous considérons actuellement, les coupes qui intéressent la glande préconchylienne (fig. 11 *K*) ne montrent que des cellules ectodermiques dont les noyaux sont déjà divisés (fig. 11 *K ec.* et *ms.*). Comme aux stades suivants, l'on trouve, en dessous de la glande prèconchylienne, des cellules mésodermiques (fig. 14, *B, C,* M*spc*), je suppose que la division des noyaux, au stade 11, est un indice de l'origine ectodermique du mésoderme péricardique.

Développement du système neuveux et des organes des sens.

On sait déjà qu'au stade comparativement très reculé de l'évolution figuré en *W*, des èpaississements ectodermiques, consistant en une seule assise cellulaire, apparaissent dans les champs sincipitaux. Ces épaississements (fig. 14, *I Plsn*) intéressent maintenant la plus grande partie des champs sincipitaux; ils représentent les ébauches des ganglions céphaliques, qui, de toutes les portions du système nerveax, apparaissent en premier lieu. Nous pouvons les désigner sous la dénomination de *plaques céphaliques.* Elles sont séparées, de la région postorale ou du pied, par les voiles; d'où il résulte que ces plaques sont indépendantes des ganglions pédieux. Ceux-ci n'apparaissent que beaucoup plus tard, dans la région du pied. L'évolution des ganglions céphaliques est intimement liée à celle des yeux; les uns et les autres dérivent de la même ébauche; c'est pourquoi je traiterai, en même temps, du développement de ces deux organes.

Yeux et ganglions céphaliques. Dans les embryons comme ceux qui ont été figurés en *B'*, le développement des plaques céphaliques a déjà notablement progressé. Aux deux côtés de la bande ciliaire céphalique, l'ectoderme s'est quelque peu épaissi. Ces épaississements sont formés de cellules cubiques et n'intéressent pas toute l'étendue des champs sincipitaux. Entre ces derniers et les voiles, se trouve un étroit espace dans les limites duquel se voient de petites cellules. Les ébauches des ganglions céphaliques sont séparées l'une de l'autre par une rangée de cellules ciliées.

Le phénomène le plus remarquable que l'on constate, à ce stade, c'est l'apparition des yeux. Aux bords externes des plaques céphaliques, se montrent deux épaississements hémisphériques de l'ectoderme, qui sont les ébauches des yeux. La coupe figurée en 20 *B* n'a pas été pratiquée bien perpendiculairement à l'axe longitudinal de l'embryon : l'ébauche de l'œil gauche *I* est coupée juste au milieu, et celle de l'œil droit plus près du bord. L'analyse de la coupe de l'œil droit permet de constater que la formation de l'œil est due à l'épaississement des plaques céphaliques, et celle de l'œil gauche démontre que l'épaississement en question subit une délamination. La meilleure preuve à invoquer, pour établir ce fait, c'est l'apparition de pigment dans la fente de l'ébauche. Au cours de l'évolution, la fente de l'ébauche oculaire se transforme en une cavité spacieuse; mais, au stade dont il s'agit, elle est encore insignifiante. Sur la coupe, elle n'est délimitée que par trois cellules intimement unies aux autres cellules de l'ectoderme.

Les ébauches des yeux occupent un espace peu étendu.

On ne peut les distinguer que sur une ou deux coupes successives (*).

Sur la deuxième coupe, après celle dont il s'est agi, on voit les plaques céphaliques s'épaissir notablement et s'enfoncer dans la profondeur de l'embryon, sous forme de deux petites poches. Ces invaginations céphaliques, qui constituent les portions principales des ganglions céphaliques, sont peu étendues à ce stade du développement. A l'un des côtés de la coupe figurée en 20 *C*, on aperçoit seulement le bord de l'invagination céphalique (*Invn*). Comme du côté opposé, la coupe a passé plus près de l'extrémité antérieure, l'invagination n'est point reconnaissable; on y distingue seulement l'épaississement de l'ectoderme. En dessous de l'invagination, se voient des amas de cellules mésodermiques, qui affectent une forme triangulaire. Par la suite, elles deviennent des cloisons incomplètes qui délimitent la cavité des voiles.

L'examen des coupes transversales nous démontre que les ébauches communes des ganglions céphaliques et des yeux constituent deux épaississements ectodermîques disposés symétriquement, à droite et à gauche de la bande ciliaire céphalique. Leur bord postérieur s'enfonce dans la profondeur de l'embryon. Les bords externes de la paroi antérieure de ces invaginations se renflent et constituent les ébauches des yeux.

La direction des invaginations céphaliques n'est pas parallèle à l'axe longitudinal du corps. Il est difficile de le constater sur des coupes transversales; mais l'analyse des coupes horizontales nous donne une idée nette sur cette direction. Une semblable coupe a été représentée figures 33 *A* et *B*; elle montre bien que l'invagination est dirigée obliquement vers l'ébauche de l'œsophage, et qu'elle se termine en cul-de-sac, en avant de ce dernier.

L'enfoncement des plaques céphaliques qui s'annonce au stade figuré en *B'*, s'accuse de plus en plus, aux stades subsé-

---

(*) J'ai confectionné mes coupes à cinq divisions du microtome de Yung.

quents. Au stade figuré en *D'*, les invaginations céphaliques constituent déjà deux culs-de-sac à parois épaisses. Sur des coupes transversales qui ont passé par les portions postérieures des invaginations céphaliques on peut se convaincre que ces dernières siègent déjà en dessous de l'ectoderme (fig. 21, *B*). Leurs cavités apparaissent sous l'aspect de fentes étroites, parallèles à la surface du corps. La paroi dorsale de l'invagination est notablement plus épaisse que sa paroi ventrale antérieure, bien qu'elle ne se constitue encore, comme cette dernière, que d'une seule assise cellulaire.

Les coupes pratiquées à travers l'ouverture des invaginations (fig. 21 *A*), démontrent que leur voûte est formée de cellules plus élevées que leurs bords. Cela explique l'épaisseur plus grande de la paroi dorsale qui dérive de la voûte des invaginations, et la moindre épaisseur de leur paroi ventrale qui est la continuation des bords de ces dernières.

Déjà au stade figuré en *D'*, on constate, entre les invaginations céphaliques et la bande ciliaire céphalique, le début de la formation des tentacules. Ils apparaissent sous forme de petits tubercules situés un peu en avant des invaginations céphaliques, et, à en juger par leur structure et leur situation, leur paroi ventrale paraît provenir des plaques céphaliques. Cette paroi est, en effet, épaisse et consiste en de grosses cellules cylindriques, qui passent insensiblement à celles qui constituent la paroi de l'invagination céphalique (fig. 26, *D*, *C*). Avec l'apparition des tentacules, la texture de la portion préorale se modifie. Sa portion médiane, dérivée de la bande ciliaire céphalique, se soulève en une plaque qui, sous la forme d'une lèvre, recouvre quelque peu l'ouverture buccale (fig. 26, *D*, *Pllb*, fig. 28, *A*, *Pllb*). On peut l'appeler *plaque labiale*. Elle est formée de cellules cylindriques ciliées: Les grosses cellules ciliées, qui constituent la bande ciliaire céphalique se maintiennent dans la portion antérieure de la tête, où elles se voient encore, quoique peu nombreuses, à des stades très avancés figurés 30, *A*, *Cs*.

Aux deux côtés de la plaque labiale, juste en avant de l'ouverture des invaginations céphaliques, sont situés les tentacules. Comme ces organes se forment en partie aux dépens des plaques céphaliques, il est évident que leur apparition doit entraîner le rétrécissement des orifices d'invagination (fig. 26, *C, D*).

En même temps que s'accomplissent les changements que je viens de décrire, les voiles prennent un grand développement : dans chacun d'eux, l'on voit apparaître une cavité (fig. 26 *C, D,* fig. 28 *A, B*), qui se remplit de liquide, les bords seuls de ces organes restent garnis par les cellules vibratiles qui formaient, au début, toute l'ébauche de ces organes.

A la limite entre les voiles et la région céphalique, se voient maintenant les ouvertures des invaginations céphaliques (fig. 26 *C, D,* 28 *Invn*). La paroi ventrale des invaginations n'est que la continuation immédiate de la paroi des tentacules. Elle est toujours notablement plus mince que la paroi dorsale, qui affecte des rapports intimes avec les yeux (fig. 27, fig. 28 *B*).

L'accroissement des ganglions céphaliques et la modification de leur texture marchent de paire avec les modifications que je viens d'indiquer.

Les cellules de la paroi dorsale et plus encore celles des invaginations céphaliques commencent à se multiplier activement; elles forment, non plus une seule assise cellulaire, mais plusieurs strates. Leur forme se modifie en même temps. De cylindriques qu'elles étaient, elles deviennent polyédriques (fig. 27, fig. 28 *B*) et bientôt l'on voit, à la paroi antérieure des invaginations, des amas cellulaires tendre à se séparer de l'épithélium pour former les deux ganglions céphaliques. Mais, avant même que cette séparation soit complète, les deux ganglions se réunissent l'un à l'autre par la commissure céphalique.

On sait déjà que les invaginations céphaliques se forment au-dessus de l'œsophage et qu'elles avoisinent la paroi dorsale de ce dernier. Ce rapport persiste à tous les stades subséquents de l'évolution, avec la seule modification que, en même temps que les ganglions augmentent de volume, leurs extrémités, qui affectent la forme de culs-de-sac, se rapprochent. Au stade *H'*, elles se réunissent pour former la commissure céphalique interganglionnaire, En même temps, leur structure intime change. Dans les extrémités postérieures des invaginations, qui elles se transforment en ganglions, apparaît, en abondance, de la substance fibrillaire; la commissure interganglionnaire, qui procède de ces extrémités, se constitue donc aussi principalement de substance fibrillaire. Des cellules se voient seulement à la surface de la commissure. Elle est d'ailleurs si mince, qu'on ne peut l'obtenir, dans ses rapports avec les ganglions, que sur une seule, rarement sur deux coupes successives.

La formation de la substance fibrillaire est due à la modification du protoplasma des cellules des invaginations; en même temps qu'elles augmentent de volume, ces cellules deviennent fibrillaires. Dans quelques coupes, les contours des cellules apparaissent nettement. Plus tard, ils disparaissent et toutes les cellules se transforment en une substance fibrillaire dans laquelle on distingue encore, pendant un certain temps, les noyaux des cellules formatrices. Je n'ai pas réussi à voir ce qu'ils deviennent ultérieurement; mais, à en juger par la réduction de leurs dimensions, il y a lieu de supposer qu'ils disparaissent complètement.

En même temps que se fait la réunion des ganglions céphaliques, ils se séparent des invaginations qui leur donnent naissance. Au stade figuré en 30 *D*, *E*, les ganglions sont encore intimement liés avec l'ectoderme. Sur quelques coupes (fig. 30 *D*), on peut encore distinguer les cavités des invaginations sous forme de fentes. Au stade *I'*, figure 31, l'évolution des ganglions a notablement progressé; ils sont complètement indépendants des invaginations dont ils dérivent et siègent dans le mésoderme. Cependant les vestiges des invaginations sont encore reconnaissables, à ce stade, dans des coupes transversales.

Le développement des yeux est fort simple. On a vu qu'au moment de leur apparition, les yeux affectent un rapport intime avec la plaque céphalique, qu'ils ne sont, en définitive, que des épaississements de cette plaque. De bonne heure, ils acquièrent la forme de vésicules sphériques (fig. 28 *A*), ce qui est dû à l'extension de leur cavité; mais ils restent en rapport intime avec les ébauches des ganglions céphaliques. Ce n'est qu'à des stades relativement avancés (fig. 30), que les yeux deviennent complètement indépendants des ganglions.

Il n'y a pas de doute que la paroi des vésicules ne se transforme en rétine. Bien que je n'ai pas réussi à observer tous les stades du développement de l'œil, je suis en droit d'affirmer qu'il en est ainsi; ce fait résulte avec évidence, et de la texture de la paroi, et de la répartition du pigment. Pendant toute la durée de l'évolution de l'œil, ses parois consistent en une seule assise de cellules cylindriques, dont les parties profondes sont chargées de pigment noir.

Avant que les yeux se séparent des ganglions céphaliques, les cristallins apparaissent dans les cavités oculaires (fig. 28 *A*, *Crst*). Je n'ai malheureusement pas pu suivre la formation de ces organes.

Otocystes et Ganglions pédieux. Tandis que le développement des ganglions céphaliques est intimement lié à celui des yeux, les ganglions pédieux naissent indépendamment des ganglions céphaliques, indépendamment aussi des otocystes. Les ganglions pédieux se développent beaucoup plus tard que les otocystes, qui ici, comme chez tous les Mollusques, apparaissent très tôt.

Au moment où le pied commence à se soulever au-dessus du niveau de la face ventrale de l'embryon, les premières ébauches des otocystes sont déjà manifestes à la limite du pied et du corps. Elles apparaissent sous forme de petites invaginations de l'ectoderme dont les parois sont épaisses.

Les ébauches des otocystes, et il en est de même de l'évolution ultérieure de ces organes, ne diffèrent en rien d'essentiel de ce que l'on a constaté chez d'autres Mollusques.

A un stade un peu plus avancé que celui figuré en *W*, les fossettes auditives s'enfoncent davantage et leurs parois s'amincissent (fig. 15 *Ot*). A ce moment, le pied n'est pas encore indépendant. En même temps, les invaginations s'accroissent dans la direction de la face ventrale; elles deviennent pyriformes et leurs orifices se rétrécissent.

L'accroissement marche dans la même direction aux stades ultérieurs; il aboutit à une occlusion graduelle de l'orifice de la fossette. Au stade représenté fig. 16, on peut constater que les bords des fossettes auditives sont rapprochés l'un de l'autre, à tel point que l'orifice est à peu près fermé. A ce stade, les parois des otocystes sont encore réunies avec l'ectoderme. Au stade subséquent (figure 17), les orifices des fossettes auditives se ferment complètement et les otocystes se séparent de l'ectoderme. Ils constituent alors deux vésicules indépendantes; ils sont toujours pyriformes et leur extrémité effilée répond à l'orifice primitif de la fossette auditive.

Une fois indépendants, les otocystes augmentent de volume. ce qui est dû à l'accumulation d'un liquide dans leur cavité; en même temps, les parois s'amincissent (fig. 18 *A*, 21 *C*, 24, 25, etc., *Ot*).

Aux stades ultérieurs de l'évolution de l'embryon, la texture des otocystes ne subit guère de modification; cependant les otolithes s'y montrent et cette apparition des otolithes est précoce.

Les ganglions pédieux. Ces organes se forment relativement tard. Au moment où les invaginations céphaliques sont déjà fortement développées, alors que s'opère le développement des yeux et que les otocystes affectent déjà la forme de deux gros saccules, on ne reconnaît encore aucun vestige des ganglions pédieux. Leurs ébauches ne se différencient qu'au stade *D'*.

A ce moment, la coquille est déjà notablement développée et l'ébauche de la cavité palléale a apparu. Une coupe transversale, pratiquée au niveau de la partie antérieure du pied (fig. 21 *C.*), montre que la portion axiale de cet organe est occupée par les cellules de la bande ciliaire qui s'enfonce pour former une gouttière longitudinale (fig. 21 *C. cp.*).

A droite et à gauche de cette gouttière, l'ectoderme s'épaissit notablement en deux lamelles, qui s'enfoncent dans l'épaisseur du pied; elles sont nettement séparées des autres portions de l'ectoderme.

Elles rappellent les ébauches des plaques céphaliques et je les désignerai sous le nom de *plaques pédieuses*. (Fig. 21 *C*, *Ppd.*). Tandis que la plus grande portion de ces plaques, se constitue d'une assise unique de cellules cylindriques, l'on distingue, dans leur portion médiane, des indices manifestes de multiplication cellulaire.

Il en résulte la formation de petites cellules polyèdriques qui siègent dans la profondeur de l'ectoderme (fig. 21 *C*, *Cnv*). Ces cellules représentent les premières ébauches des ganglions pédieux. Aux stades subséquents figurés en 22, le nombre de ces cellules augmente; la partie médiane des plaques pédieuses s'épaissit et proémine dans la cavité du pied. Au stade dont il s'agit aussi bien qu'aux stades ultérienrs, il est très difficile d'obtenir une coupe transversale intéressant, à la fois, les ébauches des deux ganglions pédieux.

Pour peu que la coupe ne soit pas parfaitement transversale, on n'obtient que la coupe d'une seule ébauche, comme le montre la figure 23, qui représente un stade où l'évolution des ganglions pédieux est déjà très avancèe, comparativement au stade précédent.

L'épaississement des plaques pédieuses s'est notablement accru; il est nettement séparé des autres portions de la plaque et se constitue d'un plus grand nombre de cellules. A en juger par le nombre des noyaux que renferme cette ébauche nerveuse, les cellules de la plaque se multiplient activement. Mais les cellules de l'ébauche nerveuse sont si intimement liées aux cellules cylindriques de la plaque à laquelle elles adhèrent et dont elles dérivent, qu'il est très difficile de tracer une ligne de démarcation entre l'ébauche du ganglion proprement dit et l'ectoderme de la plaque.

Néanmoins, l'ébauche des ganglions pédieux, en même temps qu'elle augmente de volume, se sépare graduellement de l'ectoderme. Au stade figuré en 24, l'ébauche des ganglions pédieux, bien que appliquée contre l'ectoderme, en est séparée par une limite tranchée.

Après la formation du ganglion, les plaques pédieuses s'amincissent de nouveau (fig. 24). Elles se réduisent à un épithélium cylindrique formé d'une seule assise cellulaire. Chacun des ganglions pédieux, encore adjacent à la plaque, se constitue de cellules polyèdrique très serrées. Dans les coupes, ces organes forment des amas à peu près sphériques (fig. 24 *Cnv Gp*).

Déjà à des stades reculés du développement, quelques cellules mésodermiques s'appliquent contre les ébauches des ganglions pédieux. Une fois la prolifération des cellules de l'ectoderme des plaques pédieuses terminée, les cellules mésodermiques s'interposent entre l'ectoderme et les ganglions pédieux. Au stade représenté figure 25, le ganglion pédieux du côté gauche est déjà séparé de l'ectoderme par une couche de cellules mésodermiques. A droite, où la coupe a traversé le ganglion plus près de son bord, cet organe s'applique contre l'ectoderme. Les deux ganglions sont encore séparés l'un de l'autre.

Au cours du développement, les ganglions pédieux s'éloignent graduellement de l'ectoderme dont ils dérivent, et, en même temps qu'ils s'avancent vers la partie médiane du pied, ils se rapprochent l'un de l'autre.

Le rapprochement des ganglions coïncide avec le moment de l'évolution où le pied subit des modifications importantes. Les glandes pédieuses apparaissent et la portion postérieure du pied qui les renferme s'accroît considérablement, comparativement à la portion antérieure. Elle se dédouble en deux lobes, séparés l'un de l'autre par une gouttière profonde. Les ganglions pédieux s'avancent graduellement vers la portion antérieure du pied et l'on y voit apparaître une masse centrale fibrillaire et une couche corticale cellulaire, La réunion des ganglions pédieux se fait comme celle des ganglions céphaliques.

La masse fibrillaire est à nu à la surface des ganglions pédieux dans les portions qui se regardent l'une l'autre (fig. 35).

Cette masse fibrillaire fournit les matériaux pour la formation de la commissure interganglionnaire, qui est d'ailleurs moins développée que la commissure cérébrale. La réunion des ganglions pédieux s'accomplit beaucoup plus tard que celles des ganglions céphaliques. Elle est évidente seulement au stade figuré en *I'*.

Formation de la commissure pharyngienne et du système nerveux périphérique.

J'ai déjà fait observer que la formation de la commissure cérébrale a lieu après que les ganglions céphaliques se sont complètement séparés de l'ectoderme. Au stade *I'*, où la différenciation de tous les ganglions est achevée, ils constituent un anneau complet autour de l'œsophage. Au stade *H'*, on peut voir le début de la formation des commissures pharyngiennes. L'analyse d'une série de coupes longitudinales succcssives (fig. 34 *A*-*C*) pratiquées, chez un embryon de cet âge, dans la région des ganglions, permet de constater que les ganglions céphaliques forment ensemble un fer à cheval, dont la portion médiane est sous-jacente à l'ectoderme, tandis que ses extrémités regardent les ganglions pédieux. Sous ce rapport, les ganglions céphaliques de *Vermetus* rappellent ceux des Annélides.

Sur une coupe longitudinale qui a passé près de la portion axiale de l'embryon, les ganglions céphaliques (fig. 34 *A*), sous-jacents à l'ectoderme, paraissent fort petits et, par leurs extrémités antérieures, ils s'appliquent contre la paroi dorsale de l'œsophage; ils sont encore séparés des ganglions pédieux. Sur une des coupes latérales, figurée en 34 *B*, les ganglions céphaliques paraissent plus longs; ils s'étendent plus en arrière et envahissent quelque peu l'espace situé en arrière du canal digestif; par leurs extrémités, ils adhèrent aux otocystes.

Tandis que l'extrémité antérieure des ganglions s'applique contre l'ectoderme, leur extrémité postérieure se bifurque en s'approchant de l'otocyste ; l'une des branches de bifurcation s'applique contre le ganglion pédieux et constitue l'ébauche de la commissure pharyngienne; la seconde monte et se dirige vers l'ébauche du muscle columellaire (fig. 34 *B*, *Npl*). A en juger par les stades ultériours de l'évolution et par l'organisation de l'adulte, cette branche ascendante est probablement l'ébauche de la commissure viscérale.

Au stade figuré en *I'*, la commissure pharyngienne est complètement formée (fig. 31, *B*, *C*,). Ainsi que les autres commissures, elle se constitue d'une masse fibrillaire revêtue de cellules ganglionnaires. L'évolution des ébauches des différentes parties du système nerveux périphérique, marche parallèlement avec l'évolution de cette commissure. Au stade dont il s'agit, apparaissent aussi les nerfs tentaculaires, les nerfs optiques et le système des nerfs viscéraux;

D'après Lacaze-Duthiers, on peut distinguer, chez *Vermetus*, deux paires de tentacules : les antérieurs et les postérieurs. Les premiers, qui répondent aux tentacules des autres mollusques, sont innervés par les ganglions céphaliques. Dans les seconds, qui représentent des organes propres au seul genre *Vermetus*, les nerfs sont fournis par les ganglions pédieux.

Les tentacules de *Vermetus* dont nous avons exposé plus haut la genèse sont les tentacules antérieurs; cela ressort du fait que leurs nerfs dérivent des ganglions céphaliques. On a déjà vu que ces tentacules apparaissent dans le voisinage immédiat des ganglions céphaliques. Ils se constituent d'un axe mésodermique, revêtu d'une couche de cellules ectodermiques. Leurs nerfs, qui apparaissent tardivement, sortent directement des ganglions cérébraux (fig. 31, *A*, *Nl*.) Leur forme répond à la forme cylindrique de la cavité des tentacules et, comme ces derniers, ils se terminent par un bout arrondi. Ils se constituent d'une masse fibrillaire centrale et d'une couche superficielle de cellules ganglionnaires. Leur accroissement ultérieur marche probablement avec l'accroissement du tentacule lui-même.

Les ganglions optiques se montrent tardivement, comme les nerfs tentaculaires. Ils procèdent, sous la forme de lobes, de la portion superficielle des ganglions céphaliques (fig. 32) et sont sous-jacents aux yeux.

Pendant les stades de l'évolution que je viens de décrire, l'on voit naître aussi d'autres parties du système nerveux périphérique. Lacaze-Duthiers nous a donné une description fort détaillée du système nerveux de l'adulte.

D'après Lacaze-Duthiers, les ganglions céphaliques émettent, indépendamment des commissures pharyngiennes, des commissures qui se réunissent à un ganglion que cet auteur désigne sous la dénomination de *ganglion moyen* ou *asymétrique*, mais qu'il serait rationnel de désigner sous le nom de ganglion *pleural*. Les ganglions pédieux se réunissent aux ganglions pleuraux par l'intermédiaire de commissures très courtes. " Ainsi, dit Lacaze-Duthiers (p. 255), sur les côtés du tube digestif, immédiatement en arrière de la masse linguale, si l'on fait une préparation latérale, on aperçoit un triangle dont les angles sont occupés par les ganglions. „ Le ganglion pleural émet de chaque côté des nerfs que Lacaze-Duthiers appelle nerfs palléaux.

On a déjà vu qu'au stade *H'*, un nerf partant du ganglion céphalique se dirige vers le muscle columellaire. Ce nerf, à en juger par sa position, répond à un des nerfs palléaux internes (Lacaze-Duthiers), ou, en d'autres termes, à la commissure viscérale. Au stade figuré en *I'*, ces nerfs sont plus développés. Sur des coupes longitudinales, on peut distinguer le triangle caractéristique pour *Vermetus*, dont parle Lacaze-Duthiers (fig. 31, *C*). D'après la situation des ganglions céphaliques et celle des ganglions pédieux, il n'est guère difficile de déterminer la valeur des autres nerfs constituant le triangle. La grosse masse ganglionnaire qui forme le côté supérieur du triangle (fig. 31, *C*, *Npl*), à en juger d'après sa situation, représente l'ébauche de la commissure viscérale. La base du triangle (fig. 31, *C*, *Cnc*) représente la commissure viscéro-pédale, car elle réunit les ganglions pédieux avec la commissure viscérale.

Le côté antérieur du triangle est formé par la commissure cérébrale (fig. 31, *C, Com*). La commissure viscéro-pédale apparaît comme une branche de la commissure viscérale, émanant de cette dernière, immédiatement en avant de l'otocyste. La portion de la commissure viscérale, qui lui donne naissance, s'épaissit, par la suite, pour donner naissance au ganglion pleural.

La commissure viscérale (*Npl*) est la commissure droite qui, dans *Vermetus*, ainsi que dans les autres Chiastoneures, se porte à gauche.

Dans les coupes figurées en 31, *C, D*, on distingue, au dessus de la commissure viscérale, une autre commissure *Nbr*. Elle est bien reconnaissable au point où elle croise la précédente. La commissure *Nbr* est la commissure viscérale gauche qui se réunit avec le ganglion branchial. Ce dernier n'existait pas encore aux stades de l'évolution que j'ai observés.

Glandes du pied.

Lacaze-Duthiers a trouvé, dans *Vermetus* adulte, une glande pédieuse fortement développée qui présente une structure remarquable. Quelques injections qu'il a pratiquées lui ont fait admettre que la glande pédieuse communique par un orifice avec la cavité du corps, qu'elle sert d'intermédiaire, par conséquent, entre cette cavité et l'extérieur (p. 292). Bien que je n'aie pas étudié spécialement la texture de la glande pédieuse, j'ai pu me convaincre cependant qu'il n'existe aucune communication entre elle et la cavité du pied ; je crois que les conclusions du savant français sont basées sur le fait accidentel de la rupture de la paroi glandulaire, au moment de l'injection.

Grâce à des recherches récentes minutieuses, grâce surtout aux travaux de Carrière (1) et de Théodore Barrois (2), les glandes pédieuses des mollusques sont maintenant bien connues. Dans les Lamellibranches et d'autres mollusques, on connaît deux sortes de glandes pédieuses, une glande antérieure et une glande postérieure. Barrois les désigne sous les dénominations de *glande suprapédieuse* et de *glande pédieuse.*

---

(1) I. Carrière. *Die Fussdrüsen der Prosobranchien*, etc. Archiv für miscroscop. Anatomie, Bd. XVI.

(2) Th. Barrois. *Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches*. Lille, 1885.

Dans *Vermetus*, l'on voit aussi apparaître deux glandes (fig. 31, *E*, *Gpda. Gpdp*). Elles se distinguent l'une de l'autre par leur position, leur texture, le moment de leur apparition et, probablement aussi, par leur fonction. L'une d'elles se montre de bonne heure à l'extrémité postérieure du pied, la seconde plus tardivement à son extrémité antérieure. Je leur ai conservé les noms sous lesquels Barrois les a désignées. La glande décrite par Lacaze-Duthiers c'est la glande suprapédieuse de *Vermetus.*

La *glande pédieuse* apparaît relativement tôt. Déjà, sur des coupes du stade figuré en *D'*, on peut constater que l'épithélium de la région postérieure du pied subit certaines modifications. Le protoplasma des cellules devient opaque; les noyaux cessent d'être granuleux; ils deviennent homogènes. Comme le protoplasma, aussi bien que les noyaux de ces cellules, sont maintenant plus avides de carmin que les cellules avoisinantes, elles se font de suite remarquer dans les coupes colorées. Au stade *E'* (fig. 31, *A*, *B*), de semblables cellules recouvrent une région considérable de la face inférieure du pied; elles sont distinctes sur toute une série de coupes. Dans les coupes médianes, un groupe de semblables cellules, faciles à distinguer des cellules avoisinantes, affecte la forme d'une plaque (fig. 31, *E*, *Gpdp*) qui commence à s'invaginer. Cette plaque, avec les cellules adjacentes de l'ectoderme, modifiées comme il a été dit, constitue l'ébauche de la glande pédieuse postérieure.

On peut constater, sur des coupes transversales, que l'invagination de cette plaque s'effectue dans la direction de l'axe du pied, d'où il résulte que la cavité de la glande est la continuation immédiate de la bande ciliaire, qui siège dans la région antérieure du pied, suivant son axe longitudinal. Dans les coupes longitudinales, on peut reconnaître, à l'extrémité postérieure du pied, en arrière de la glande pédieuse, une paire de cellules ciliées (fig. 36, *A*, *Cap*), qui continuent pour ainsi dire la bande ciliaire, mais en sont séparées par la glande pédieuse.

Aux stades ultérieurs du développement, l'ébauche de la glande pédieuse s'invagine graduellement (fig. 37, *Gpdp*. stades *F'* et *G'*).

L'une de ses extrémités se termine en cul-de-sac et se dirige en avant; elle revêt la forme d'une calotte ou plutôt celle d'un bonnet phrygien et s'ouvre à l'extérieur par un large orifice. A des stades plus avancés, cet orifice est reconnaissable de la surface. La paroi dorsale de la glande pédieuse se constitue des cellules modifiées que nous avons caractérisées plus haut. Les cellules de son extrémité et de sa paroi ventrale présentent un protoplasma hyalin tenant en snspension de petits noyaux. Au stade *H'*, le fond de la glande pédieuse se partage en deux branches qui se terminent ainsi en cul-de-sac (fig. 35, *C*, *Ap*). Ces deux formations donnent naissance aux deux tubes qui aboutissent à la glande proprement dite. L'évolution ultérieure de ses tubes est reconnaissable au stade *I'*, où ils forment deux culs-de-sac siègeant à la face dorsale de la glande, suivant toute la longueur de cette dernière.

Si l'on compare ces tubes, au stade dont il s'agit, avec ce qu'ils étaient au stade précédent, il n'est pas difficile de reconnaître que les seules modifications que subit la glande pédieuse, pendant le laps de temps qui s'est écoulé entre le stade figuré en *H'* et celui représenté en *I'*, consistent dans son accroissement en avant : sa longueur dépasse celle des tubes qui, au début, étaient situés au devant d'elle. En même temps la texture de l'ébauche se modifie.

La plus grande portion de la glande est formée de grosses cellules cylindriques à protoplasma hyalin et pourvues de petits noyaux adjacents aux parois des cellules. Dans la portion inférieure et dans la portion postérieure de la glande, les cellules, profondément modifiées, ont perdu leurs noyaux;

elles se sont transformées en des amas d'une substance homogène, visqueuse, fort sensible à l'action du carmin.

L'on peut trouver les homologues des deux branches terminées en cul-de-sac qu'émet la glande pédieuse, dans l'organe que Carrière a découvert dans quelques espèces de *Murex*, et qu'il a appelé *seconde glande pédieuse (Zweite Solendrüse)*. La position de ces branches par rapport à la portion principale de la glande pédieuse dans *Vermetus*, répond complètement à la situation de la seconde glande dans *Murex*.

La *glande suprapédieuse* commence à se développer un peu plus tard que la glande pédieuse. A un stade intermédiaire entre ceux qui sont figurés en *G'* et *H'*, naît, à l'extrémité antérieure du pied, une invagination peu étendue de l'ectoderme (fig. 29, *A*, *Gpda*) qui, d'après sa position, répond à la glande suprapédieuse et n'est autre chose que l'ébauche de cette dernière. Cette invagination se constitue de cellules cylindriques dépourvues de cils, tandis que les cellules ambiantes sont ciliées. Au stade *H'*, la glande suprapédieuse affecte déjà la forme d'un sac (fig. 34, *B*, *Glpda*), dont le fond est fort épaissi et présente une petite cavité cylindrique. Plus tard, on peut distinguer, dans cette glande, une portion glandulaire proprement-dite et un tube excréteur. La première se constitue d'un amas compact de cellules cubiques ou polyédriques, à protoplasma finement granuleux et pourvues de noyaux; la seconde constitue un tube à épithélium cylindrique. La cavité du conduit excréteur s'étend jusque contre les cellules sécrétoires de la glande. Au stade *I'*, ces deux portions de la glande diffèrent encore davantage l'une de l'autre (fig. 31, *E*, *Gpda*). Les cellules sécrétoires s'appliquent fortement l'une contre l'autre; elles sont remplies par une masse homogène très limpide, à peu près insensible à l'action du carmin; leur protoplasma s'amasse à la périphérie des cellules et enveloppe le noyau.

Sur des coupes longitudinales des stades figurés en *H* et en *I'*, on peut constater que deux tubes se forment, à droite et à gauche, de la glande suprapédieuse. Ces tubes sont délimités par des cellules cylindriques en tous points semblables aux cellules glandulaires. D'après les rapports qu'ils affectent avec la glande antérieure, ils rappellent singulièrement les tubes terminés en cul-de-sac de la glande postérieure. Il est très difficile de suivre leur direction sur des coupes longitudinales, attendu qu'ils sont quelque peu incurvés et qu'ils s'appliquent si étroitement contre la glande, qu'ils se confondent avec elle, au moins en apparence. Par contre, sur des coupes transversales appartenant au stade *I'*, on peut constater qu'ils longent la glande jusqu'à son extrémité antérieure pour s'ouvrir dans son canal excréteur. D'après leur origine et leur texture, ils ne sont que des portions différenciées de la glande. Mais leur genèse ne donne aucune indication quant à leur valeur physiologique ; celle-ci reste aussi obscure que le rôle de la glande elle-même.

Différenciation du Mésoderme. — Formation du cœur et des reins.

Dans le chapitre relatif à la formation des feuillets embryonnaires, nous avons décrit la genèse des premières cellules mésodermiques aux dépens de l'ectoderme. Le lecteur a vu que les premières cellules du mésoderme se montrent aux deux côtés de la bouche. Aussitôt après leur séparation de l'ectoderme, les cellules mésodermiques s'aplatissent, grâce probablement à la pression exercée par les cellules entodermiques. A en juger d'après les coupes transversales, ce feuillet ne constitue pas une couche continue; ses cellules sont éparses (fig. 11, *C*, *F*). A ce stade; je n'ai pu distinguer de cellules mésodermiques, ni en avant, ni en arrière du blastopore.

Le mode de formation des cellules mésodermiques permet d'induire que, dans *Vermetus*, le mésoderme apparaît sous la forme d'une ébauche bilatérale.

Outre cette ébauche qui, dans la suite, donne naissance au mésoderme de la face ventrale de l'embryon (mésoderme somatique ou pédieux et mésoderme céphalique), nous avons vu des cellules ectodermiques de la glande préconchylienne donner naissance au mésoderme péricardique.

Au stade figuré en *B'*, la formation du mésoderme a notablement avancé. Des cellules mésodermiques existent, non seulement à droite et à gauche du blastopore, mais encore dans les portions antérieure et postérieure de l'embryon. L'examen des coupes transversales, appartenant à ce stade, montre que, dans les portions antérieure et médiane de l'embryon, le mésoderme reste divisé en deux portions symétriques. Sur les coupes antérieures les cellules mésodermiques siègent à droite et à gauche de la bande ciliaire axiale; elles conservent la même situation aux deux côtés de l'invagination œsophagienne ou, en d'autres termes, aux bords du blastopore.

Plus en arrière, à la limite du pied, on reconnaît, sur les coupes, une plaque mésodermique continue. Elle est due à l'apparition de cellules mésodermiques au-dessus de la bande ciliaire. L'examen des coupes du stade suivant démontre que les cellules médianes, que nous pouvons désigner sous le nom de *mésoderme cervical*, constituent un lien entre le mésoderme pédieux et le mésoderme céphalique.

Au stade suivant figuré en 14, *A*, *J*, le mésoderme se constitue de deux minces lamelles, formées par une seule assise cellulaire; il est très facile de suivre cette formation sur la série des coupes de l'extrémité postérieure de l'embryon jusqu'à sa partie antérieure; elle se distingue, même à un faible grossissement.

Dans le pied, le mésoderme se constitue de deux plaques symétriques nettement accusées (fig. 14, *A*, *D*, *Ms*). Sur des coupes de la portion antérieure du pied, faites au voisinage du bord postérieur du blastopore, l'on voit, entre les deux plaques mésodermiques, le mésoderme cervical (fig. 14, C). Sur la coupe suivante, on peut constater que cette couche moyenne s'étend sur la face dorsale de l'œsophage.

Plus en avant, siège la portion céphalique du mésoderme, le *mésoderme céphalique*, qui se constitue de deux groupes de cellules logées à droite et à gauche de l'œsophage. Elles s'appliquent étroitement contre l'entoderme (fig. 14, *G*). Dans la région céphalique de l'embryon, en avant de l'œsophage, le mésoderme céphalique est formé de deux plaques semblables à celles du pied. Nous pouvons les désigner sous le nom de *plaques céphaliques du mésoderme.*

L'examen des coupes, appartenant aux stades que nous venons de décrire, démontre que le mésoderme de l'embryon est formé de quatre plaques réunies entre elles au milieu, de façon à former ensemble un *X*. Les branches supérieures de *l'X* forment ensemble le *mésoderme céphalique*, les branches inférieures le *mésoderme somatique*, et le lien médian répond au *mésoderme cervical.*

L'évolution du mésoderme péricardique, dont j'ai indiqué l'apparition au stade précédent, marche rapidement.

Les cellules du mésoderme péricardique, se montrent seulement du côté de la coquille, là où plus tard s'accusera la cavité palléale. Il en résulte que, même au stade reculé du développement que nous avons représenté figure 14, l'embryon, malgré son apparence symétrique, est en réalité dissymétrique. Le mésoderme péricardique est formé d'une mince plaque composée d'un nombre restreint de cellules aplaties disposées en une seule assise.

Le mésoderme somatique ou pédieux ne présente sa forme primitive et ne se montre formé d'une seule assise cellulaire que dans des stades très jeunes, caractérisés en ce que le pied s'élève à peine au-dessus de la surface de l'embryon (stade *Z*). En même temps que le pied s'accroît, le mésoderme pédieux s'épaissit au point d'être bientôt formé de plusieurs strates de cellules. Bientôt après l'épaississement du mésoderme, s'opère la délamination de ce feuillet, d'où résulte la formation du cœlome. L'examen des coupes des stades suivants démontre que chaque plaque mésodermique se délamine séparément et que, par conséquent, deux cavités cœlomiques, primitivement séparées, apparaissent à la fois. A des stades plus âgés, alors que le pied fait saillie sous forme d'un tubercule bien apparent, on peut facilement distinguer les deux cavités, même sur des coupes un peu obliques. En ce qui concerne les stades plus avancés de l'évolution, figurés en 16 et 17, je n'ai pas eu la chance d'obtenir de coupes bien symétriques; c'est là probablement le motif pour lequel je n'ai pas réussi à obtenir, en même temps, les deux cavités. En 16 et en 17, le cœlome gauche surtout est visible. A droite, la coupe a passé par la paroi postérieure épaissie des bandelettes mésodermiques qui comprend maintenant plusieurs assises cellulaires.

La délamination du mésoderme répond au processus bien connu, si souvent observé chez les vers, les arthropodes et les vertébrés.

Le bien fondé de ce rapprochement est si évident qu'il me paraît inutile d'insister. J'emploierai donc les dénominations dont on se sert pour distinguer les parties du mésoderme des entérocéliens en général : je nomme *splanchnopleure* la couche adjacente à l'entoderme (fig. 19, *Splp*) et *somatopleure* celle qui adhère à l'ectoderme (fig. 19, *som*). A leurs extrémités antérieure et postérieure, les bandelettes mésodermiques se confondent en une couche unique.

L'accroissement des deux cavités cœlomiques marche de pair avec l'accroissement du pied. Dans les figures 18, *A*, *C* (stade *A'*), ces deux cavités sont déjà spacieuses. Les bandelettes mésodermiques sont disposées symétriquement; les cavités sont séparées l'une de l'autre par une mince cloison résultant de l'accolement de leurs parois médianes (fig. 18, *B*). La somatopleure s'épaissit quelque peu dans la partie axiale du pied; quant à la splanchnopleure, elle apparaît sous la forme d'une mince plaque soudée avec le mésoderme cervical. Au-dessus des bandelettes mésodermiques délaminées, se voient les otocystes (fig. 18, *A*, *Ot*). Ils siègent dans une cavité qui n'est autre que le blastocèle et qu'il faut se garder de confondre avec le cœlome. Les otocystes occupent, d'autre part, l'espace situé entre le mésoderme somatique et les portions postérieures du mésoderme céphalique (fig. 18, *C*, *Mspe*) (1).

---

(1) En 18 *A* et *B*, le mésoderme céphalique se distingue nettement, et l'on voit bien les rapports qu'il affecte avec le mésoderme somatique. J'ai oublié de le désigner par une lettre.

La cloison qui sépare les cavités cœlomiques se continue, en avant, dans le mésoderme cervical épaissi (fig. 18, *A*, *B*, *Msc*) qui relie les plaques mésodermiques à l'œsophage et joue, avec cette cloison, le rôle de mésentère. Plus en arrière, les deux plaques mésodermiques s'épaississent, surtout dans leur portion axiale. Dans les coupes postérieures (fig. 18, *C*), la cloison logée entre les deux cavités cœlomiques acquiert une épaisseur égale à celle des parois du cœlome; enfin, à l'extrémité postérieure du pied, elle se confond avec la paroi en question pour former une masse mésodermique compacte.

L'évolution ultérieure du mésoderme somatique consiste dans l'épaississement de ses parois et principalement de la somatopleure. En même temps, la cloison qui séparait les deux cavités cœlomiques s'amincit graduellement, pour disparaître enfin, de façon à ce que les deux cavités se confondent en une seule.

La réunion de ces cavités en une seule se fait d'abord dans la portion postérieure du pied; elle progresse d'arrière en avant. La coupe figurée en 39, *K*, représente les deux cavités cœlomiques séparées l'une de l'autre par une mince cloison. Sur celle figurée en *I* et qui a passé plus près de l'extrémité postérieure du pied que la coupe précédente, les cœlomes se sont déjà réunis et le mésoderme est subdivisé en plusieurs lacunes distribuées irrégulièrement (*splp*).

Les cellules de la couche somatique perdent leur forme primitive : d'ovalaires qu'elles étaient, elles deviennent fusiformes et se transforment en tissu conjonctif et probablement aussi en cellules musculaires.

L'évolution des cellules musculaires à la face inférieure du pied s'effectue probablement à des stades plus avancés que ceux que j'ai eu l'occasion d'observer. Le muscle columellaire, par contre, se développe de bonne heure. A la paroi |dorsale de la base du pied, sous le pli du manteau, l'on voit déjà, à des stades reculés figurés en *D'* et en *C'*, un amas ovalaire de cellules mésodermiques qui donnent naissance au muscle en question. Aux stades figurés en *G'* et en *H'*, ces cellules deviennent fusiformes (fig. 29, 29 *A*, *Mcol*). Au stade *I'*, le muscle columellaire est déjà définitivement constitué (fig. 31, *Mcol*). Je n'ai pu trancher la question de savoir si le muscle columellaire se développe exclusivement aux dépens des cellules indiquées ou si d'autres éléments mésodermiques interviennent aussi dans sa formation, n'ayant pas eu à ma disposition des stades de l'évolution intermédiaires à ceux qui ont été figurés en *H'* et en *I'*.

Mésoderme céphalique. Le mésoderme céphalique reste longtemps stationnaire. Pendant longtemps, il reste constitué par une seule assise de cellules. Dans le cours du développement, les deux plaques que je viens de décrire (fig. 20, *A*) se réunissent, sur la ligne médiane, par une plaque intermédiaire. Au niveau de l'œsophage, celle-ci disparaît et le mésoderme céphalique reste constitué de deux portions latérales. Comme la plaque médiane n'atteint pas l'œsophage, la paroi dorsale de ce dernier n'est pas revêtue par le mésoderme (fig. 18, *A*, *B*, *C*). Au niveau des yeux, le mésoderme céphalique montre deux épaississements que j'ai déjà signalés plus haut et qui, dans la suite, délimitent, mais incomplètement, les régions des voiles de l'embryon. Ce n'est qu'au moment où les voiles gagnent de l'importance, à partir du stade *F'*, que le mésoderme céphalique se montre constitué de plusieurs assises cellulaires (fig. 26, *A*, *D*). Quand les ébauches des tentacules se développent, il s'engage dans les cavités de ces organes.

Le fait le plus intéressant concernant l'évolution du mésoderme céphalique c'est son accroissement en arrière. Depuis le moment où le pied se différencie et prend la forme d'un tubercule nettement accusé (stade *B' C'*), le mésoderme céphalique s'étend, dans la région postorale de l'embryon, sous la forme d'une mince plaque qui s'épaissit dans la suite.

Le mésoderme céphalique se délamine comme le mésoderme pédieux, avec la seule différence que la délamination s'y opère plus tardivement que dans ce dernier. Les cavités du mésoderme céphalique se développent surtout au stade *G'* (fig. 39, *L* à *N*). A des stades plus avancés, ces cavités se remplissent de parenchyme et enfin disparaissent complètement.

L'examen d'une série de coupes transversales met en évidence les données suivantes relatives à la répartition des cavités cœlomiques et à la forme du mésoderme en général. Les coupes antérieures montrent que, dans la région des ganglions et des yeux, le mésoderme siège au milieu de la tête et comprend une cavité médiane impaire. Il est évident que cette cavité s'est creusée dans l'épaisseur de la portion médiane du mésoderme qui était nettement reconnaissable à tous les stades antérieurs et qui servait de lien aux deux plaques latérales du mésoderme céphalique. Plus en arrière, près de la région postorale, il existe deux cavités latérales; elles siègent aux deux côtés de l'œsophage (fig. 39, *M* et *N*). Elles affectent une forme triangulaire; les sommets des triangles regardent la face ventrale de l'embryon et leurs bases sa face dorsale; elles sont nettement séparées des cavités des voiles. Ces dernières correspondent au blastocèle, tandis que les cavités des bandelettes mésodermiques représentent le cœlome. Sur les coupes figurées en 39, *K* et *L*, se voient en même temps les cavités céphaliques et somatiques. Ces coupes expliquent les vrais rapports topographiques entre ces deux cavités mésodermiques. Sur la coupe figurée en 39, *L*, les cavités céphaliques sont moins étendues. Elles se disposent aux deux côtés de l'œsophage (*Cvcp*) et circonscrivent les parois latérales de ce dernier. La couche splanchnique s'étend à la face dorsale et revêt la paroi dorsale de l'œsophage. Vis-à-vis et au-dessous des cavités céphaliques, est située, à la face ventrale de l'embryon, la cavité pédieuse divisée, elle aussi, en deux cavités. Cette division ne persiste que dans la région antérieure du mésoderme pédieux.

La portion postérieure de la cavité pédieuse est impaire et fort spacieuse. Sur toutes les coupes suivantes, les cavités céphaliques qui se prolongent le long de l'œsophage, se réduisent graduellement pour disparaître complètement au voisinage de son extrémité postérieure.

Le développement du cœur. Les embryons de *Vermetus* comme ceux des autres Cténobranches, possèdent deux espèces d'organes destinés à la circulation du liquide nutritif. A des stades reculés du développement, les liquides circulent dans un système de cavités qui constituent le système circulatoire embryonnaire. A des stades plus avancés, débute l'évolution des organes circulatoires définitifs. Les organes centraux de ces deux systèmes sont situés au voisinage l'un de l'autre dès le moment de leur apparition. Le cœur de l'adulte dérive du mésoderme péricardique. Mais, avant d'exposer le développement de cet organe, je dois donner quelques renseignements sur la formation et la situation de la cavité palléale et du système circulatoire embryonnaire.

Nous avons laissé le mésoderme péricardique au moment où il affecte la forme d'une plaque mésodermique située en dessous du bord droit de la coquille. L'ectoderme sous-jacent au bord de la coquille est épaissi et formé de cellules cylindriques, tandis que, dans tout le reste de son étendue, il se constitue de cellules plates à peine reconnaissables sur les coupes. Le bord épaissi de la glande préconchylienne représente l'ébauche du manteau. En même temps que la coquille s'étend, ses bords progressent, en avant, comme le montre la série des embryons figurés depuis *A'* jusqu'en *E'*. A des stades reculés (figurés en *Z* et *A'*), les bords de la coquille forment un cercle complet qui circonscrit la portion antérieure du corps de l'embryon. Au stade *B'*, le bord droit de la glande préconchylienne devient notablement échancré (*Cbr).* Au milieu de cette échancrure, se voit une vésicule animée de pulsations rythmiques. L'échancrure du bord du manteau constitue la première ébauche de la cavité palléale, et la vésicule logée en avant n'est autre que le cœur embryonnaire, que l'on a reconnu dans les embryons de la plupart des Cténobranches. Dans des coupes et, à plus forte raison, dans les embryons conservés, le cœur embryonnaire n'est pas toujours distinct. Il n'est reconnaissable que dans les embryons qui ont été fixés par les réactifs au moment où le cœur était en diastole (fig. 39, *H*, *Crem*). Par contre, dans ceux qui ont été tués au moment de la systole, le cœur embryonnaire est si peu visible qu'il peut facilement passer inaperçu.

Cet organe, connu sous la dénomination de cœur embryonnaire, a été découvert par Koren et Danielssen dans *Buccinum* et *Purpura*; c'est un organe provisoire. Il persiste pendant longtemps dans les embryons et il semble que, dans les Céphalophores, il affecte des rapports avec toute une série de cavités comprises entre les organes, et en particulier avec les cavités des voiles et la vésicule céphalique. Le cœur embryonnaire représente effectivement l'organe central de tout ce système de cavités dans lesquelles circule un liquide nutritif. Au point de vue morphologique, les espaces qui sont en rapport avec le cœur embryonnaire, répondent aux cavités des organes circulatoires de l'adulte attendu que, comme ces dernières, ils sont les restes du blastocèle.

Le cœur embryonnaire apparaît avant les cavités du voile, et même avant toutes les autres cavités dérivées du blastocèle. A mon grand regret, je n'ai pas réussi à obtenir de bonnes coupes d'embryons tels que *B'* par exemple, chez lesquels le cœur eut été fixé en diastole. Aussi ne puis-je rendre compte de l'évolution de cet organe qu'en me fondant sur la connaissance de stades plus avancés.

D'après les données que je possède, j'incline à croire que le cœur embryonnaire est d'origine exclusivement ectodermique et qu'il dérive d'une invagination vésiculaire de ce feuillet. Sa paroi externe est constituée par l'ectoderme dont les cellules se sont notablement modifiées. Elles sont devenues fusiformes et se sont allongées dans le sens de la longueur de l'embryon (fig. 39, *H*). Cette transformation des cellules ectodermiques ne s'observe qu'au niveau du cœur embryonnaire chez les différents céphalophores. Elle a été décrite, par moi, dans *Calyptræa synensis* et, par Bobretsky, dans *Nassa* et *Fusus*. Il est très facile de constater, sur les embryons vivants de toute une série de Cténobranches, que ces éléments fusiformes se contractent à chaque pulsation du cœur. Pour ce motif, je les ai pris d'abord pour des cellules mésodermiques. Mais une étude plus attentive faite sur des coupes m'a bientôt fait reconnaître mon erreur. Les éléments contractiles fusiformes du cœur embryonnaire sont des cellules ectodermiques. Les éléments mésodermiques font défaut dans le cœur embryonnaire, si l'on fait abstraction de quelques cellules éparses séparées, soit du mésoderme céphalique, soit du mésoderme somatique.

Je n'ai pas réussi à voir, dans les coupes, la mise en communication de la cavité du cœur avec les cavités des voiles; mais il y a lieu de penser que cette communication s'établit. Je fonde cette opinion sur les faits suivants : 1. Sur les coupes pratiquées à travers la portion antérieure du cœur embryonnaire, on voit la cavité cardiaque communiquer avec la partie du blastocèle qui siège en dessous du muscle columellaire; d'où il résulte que la cavité cardiaque n'est pas fermée, mais qu'elle communique avec des cavités analogues à celles qui apparaissent dans les voiles et qui sont, elles aussi, un dérivé du blastocèle. 2. Les pulsations rythmiques du cœur embryonnaire, faciles à observer dans tous les mollusques, prouvent que cet organe sert à lancer le liquide, dont il est rempli, dans d'autres cavités. Ce liquide ne peut pénétrer que dans des portions du blastocèle attendu que, à des stades aussi reculés, les cavités cœlomiques sont closes. 3. Dans quelques Cténobranches, par exemple dans *Calyptraea*, *Buccinum* et chez les Pulmonés, il existe, indépendamment du cœur embryonnaire, une seconde cavité pulsatile; celle-ci siège dans la tête et communique certainement avec le cœur embryonnaire. D'où il résulte que, chez ces mollusques, le liquide du cœur embryonnaire passe dans d'autres cavités embryonnaires et probablement aussi dans les cavités des voiles. Dans *Vermetus*, la cavité céphalique fait défaut. Je n'ai réussi à la découvrir, ni sur le vivant, ni dans des œufs conservés. Lacaze-Duthiers n'a pas été plus heureux que moi; tout au moins ne la mentionne-t-il pas. 4. Dans les embryons conservés, les voiles sont plus remplis de liquide et plus distendus que dans les embryons vivants. Si l'on se rappele qu'au moment ou l'on plonge les embryons dans le liquide fixateur, le cœur embryonnaire est presque toujours en état de systole, ce fait s'explique. Le liquide du cœur embryonnaire, au moment de la dernière systole, a été lancé dans les cavités des voiles.

Revenons à la formation de la cavité palléale. L'examen des coupes transversales, pratiquées au moment où apparaît l'échancrure que j'ai mentionnée plus haut, démontre que, sur le côté droit de l'embryon, juste à l'endroit où se montre cette échancrure, le bord du manteau forme un repli et s'invagine (fig. 38-41 *Plf*). Cette invagination, qui constitue la première ébauche de la cavité palléale, est très réduite; elle se dirige obliquement vers la face dorsale. La portion invaginée de l'ectoderme se constitue de cellules cylindriques; à sa face dorsale, elle est formée de grosses cellules à peu près insensibles à l'action du carmin; ces cellules supportent la coquille (fig. 38). Aux stades ultérieurs, l'invagination que nous considérons comme étant l'ébauche de la cavité palléale devient plus spacieuse.

Les modifications les plus importantes que l'on observe au cours du développement de la cavité branchiale consistent dans la formation du cœur, du rectum et des reins. L'évolution du rectum sera décrite dans le chapitre suivant. Le développement des reins ne débute qu'après l'apparition du cœur définitif; je vais donc m'occuper tout d'abord de l'évolution de ce dernier organe.

J'ai déjà fait observer qu'à des stades comparativement assez jeunes, figurés en 14 *A*, *B*, *C*, apparaît, sur le côté droit de l'embryon, en dessous du bord de la glande préconchylienne, une plaque mésodermique (fig. 14 *Mspc*). Le siège de cette portion du mésoderme répond au repli de la cavité palléale et au péricarde qui apparaissent plus tardivement. Pour ce motif, je l'ai désignée sous le nom de *mésoderme péricardique*. Il s'étend à partir du bord de la glande préconchylienne, oblique à droite et avoisine le mésoderme céphalique, aussi bien que le mésoderme somatique, sans cependant se confondre avec ces formations (1).

---

(1) Dans ma communication préliminaire « *Zur Entwickelungsgeschichte von Vermetus* (Biolog. Centralblat, Bd. V, n° 18) » j'ai commis une erreur

Pendant la formation de l'invagination palléale, le mésoderme péricardique, qui circonscrit cette invagination, se délamine en deux plaques dont l'une siège en dessous de l'ectoderme de la cavité palléale, tandis que l'autre s'applique contre l'entoderme. La cavité, comprise entre les deux feuillets délaminés, constitue la cavité péricardique (fig. 38, 39, 40 *Pch*). Cette délamination répond complètement aux délaminations observées dans les mésodermes céphalique et somatique, la cavité péricardique est homologue au cœlome et les deux plaques qui la délimitent sont les homologues des feuillets splanchnique et somatique du mésoderme. Je les désignerai sous les noms de *feuillets splanchnique* et *somatique* du péricarde (*Pcsm*, *Pcsp* fig. 38-40). Le mésoderme péricardique se délamine à la face dorsale, en dessous et en arrière de l'invagination palléale; seule sa portion ventrale reste indivise.

Au stade figuré en 38, le feuillet splanchnique du péricarde commence à s'épaissir dans l'angle supérieur de la cavité péricardique *(Pcsm)*, les cellules y sont accumulées en plus grand nombre que dans le reste de ses parois. Cet épaississement siège à l'endroit où, dans la suite, on verra apparaître le cœur; il constitue la première ébauche de cet organe. A un stade intermédiaire entre ceux figurés en *B'* et en *C'* (fig. 41 *A*-*C*), l'ébauche du cœur, peu volumineuse encore, a subi des modifications notables. Elle se soulève au-dessus de l'ectoderme sous forme d'une petite calotte plate. Entre sa paroi et l'entoderme, se creuse une cavité qui constitue l'ébauche de la future cavité cardiaque.

Au point de vue morphologique, cette cavité répond au

---

en considérant le mésoderme péricardique comme étant la continuation immédiate du mésoderme pédieux. Je n'avais pas encore eu l'occasion d'étudier, au moment où j'ai publié cette note, les premiers stades de l'évolution du péricarde, que j'ai réussi à observer plus tard, et qui m'ont démontré que ces deux portions du mésoderme ont une origine indépendante.

blastocèle. Au stade *D'* fig. 41, la cavité cardiaque devient plus spacieuse et en même temps les parois du cœur s'aplatissent. Le bord antérieur ou ventral du cœur se sépare du feuillet splanchnique du péricarde par un repli profond de ce dernier. Enfin plus tard, l'ébauche du cœur affecte la forme d'une vésicule close, complètement différenciée du feuillet splanchnique, mais encore étroitement apliquée contre ce dernier. Si l'on compare le stade actuel avec le précédent, il devient évident que la séparation du cœur du feuillet splanchnique du péricarde, est due à l'enfoncement graduel du repli formé, dans cet endroit, par le feuillet splanchnique; les bords se réunissent graduellement et le cœur, affectant la forme d'une vésicule close, se sépare du feuillet splanchnique.

Les stades ultérieûrs du développement du cœur consistent dans l'accroissement de la vésicule cardiaque, et cet accroissement marche parallèlement avec l'extension de la cavité péricardique.

Je n'ai pas réussi à observer la formation des orifices artériels et veineux. Aux stades *H'* et *I'*, le cœur est déjà un tube allongé (fig. 31 *E*, *Cr*). Il s'étrangle à son milieu et se divise en ventricule et en oreillette; son extrémité postérieure s'allonge pour former l'aorte. En même temps, la texture du cœur se modifie. Ses parois s'épaississent; leurs cellules formées d'un protoplasma hyalin, peu sensible à l'action des matières colorantes, émettent des prolongements qui traversent, dans plusieurs directions, la cavité cardiaque.

Développement du Rein.

On sait que dans plusieurs Prosobranches (*Calyptræa, Buccinum, Fusus* et autres), on rencontre, à des stades très reculés du développement, dans la région cervicale, entre la tête et le corps revêtu par la coquille, des cellules glandulaires très particulières formant ensemble ce que l'on a appelé les reins provisoires. La présence de ces organes n'est pas commune à tous les Prosobranches et n'est point caractéristique de ce groupe de mollusques. *Vermetus* peut être cité parmi les mollusques chez lesquels non seulement la vésicule céphalique, mais aussi ces reins font défaut. Peut-être est-ce la conséquence de ce que l'embryogénie de ce mollusque est condensée. J'avais observé, il est vrai, dans quelques embryons, à des stades reculés de leur évolution, de grosses cellules disséminées dans la région cervicale, qui sont peut-être les vestiges des reins provisoires; mais elles sont si faiblement développées et se rencontrent si rarement que j'hésite à me prononcer positivement sur leur nature.

Le rein définitif de *Vermetus* apparaît relativement fort tard. Je n'ai pu reconnaître les ébauches de cet organe qu'au stade figuré en 39, alors que le cœur est déjà une vésicule close. En examinant successivement toute une série de coupes, à partir de la portion postérieure du péricarde, l'on distingue, en avant du cœur, dans l'angle antérieur ventral de la cavité péricardique (fig. 39, *F*), un petit amas de cellules mésodermiques. Cet amas dont les contours sont nettement tracés, se trouve juste à la limite entre la cavité péricardique et le cœur embryonnaire (fig. 39, *F*, *H*, *Rn*). Sur toutes les coupes qui montrent le cœur embryonnaire, l'on voit cet amas de cellules qui, à en juger d'après les stades ultérieurs du développement, représente l'ébauche du rein. Les coupes transversales démontrent que cette ébauche est bien un amas ovoïde de cellules mésodermiques (fig. 39, *H*, et *G*, *Rn*). Aussitôt que l'on dépasse la limite du cœur embryonnaire l'ébauche du rein n'est plus distincte.

A des stades reculés de l'évolution, alors qu'une grande quantité de vitellus existe encore dans la portion antérieure de l'embryon et que le manteau est encore faiblement développé, il est très difficile de confectionner une coupe longitudinale du rein. Au stade *H'*, où le vitellus a déjà disparu de la région céphalique, l'ébauche du rein devient reconnaissable dans les coupes longitudinales (fig. 34, *A*, *Rn*). Elle affecte la forme d'un amas cylindrique de cellules, saillant dans la cavité péricardique. Elle est quelque peu incurvée dans la direction de la paroi qui délimite la cavité branchiale. Son extrémité postérieure est arrondie; son extrémité antérieure n'adhère pas immédiatement à la cavité branchiale à proprement parler, mais à une invagination peu étendue, dépendant de cette dernière (fig. 34, *A, Inr*) avec laquelle elle se soude. Cette invagination constitue l'ébauche du canal rénal. Son orifice représente, dans la suite, l'orifice du rein.

Au stade *I*, le rein est déjà un large cul-de-sac (fig. 31, *A*, à *E, Rn*), qui à droite s'ouvre dans la cavité palléale par un orifice infundibuliforme (*Inv*). A ce stade la limite qui séparait le corps du rein dérivé du mésoderme et le canal rénal produit par l'ectoderme est encore assez nette. Le rein est formé de cellules cubiques à protoplasma hyalin, tenant en suspension de petits noyaux clairs et brillants. Le canal rénal se constitue de grosses cellules à protoplasma granuleux qui renferme de gros noyaux.

Les organes digestifs

Le canal digestif de *Vermetus* se forme en partie aux dépens de l'ectoderme et en partie aux dépens de l'entoderme. L'ectoderme donne naissance à l'œsophage; l'entoderme à l'intestin et au rectum. L'ébauche de l'œsophage apparaît en premier lieu, en second lieu se forme le rectum; l'intestin en dernier lieu.

L'œsophage. C'est l'invagination œsophagienne décrite dans les chapitres précédents qui sert d'ébauche à l'œsophage. Au début, il affecte la forme d'un entonnoir, dont l'extrémité élargie regarde la surface de l'embryon. L'orifice externe représente l'orifice buccal. Le fond tronqué de l'entonnoir est ouvert; ses bords s'appliquent fortement contre l'entoderme secondaire (fig. 13, *C, D*); son orifice se trouve bouché par des cellules de ce feuillet embryonnaire. Les parois de l'œsophage sont formées de cellules cylindriques. Dans la portion antérieure de cet organe elles portent des cils vibratils. Aux stades ultérieurs de l'évolution la texture de l'œsophage se modifie peu. Ses éléments constitutifs sont toujours des cellules cylindriques, ciliées dans sa région antérieure et nues dans sa portion postérieure. Il est très probable que les cellules de l'œsophage résorbent le vitellus nutritif pendant la vie embryonnaire. La présence de grains vitellins dans cette portion du canal digestif en est un indice.

Au début, l'œsophage occupe une position axiale dans le corps de l'embryon; mais quand ce dernier se tord à droite l'œsophage suit cette torsion (fig. 30, *C, D, E Œs*). La soudure de l'œsophage avec l'intestin s'opère seulement dans les derniers stades de l'évolution, après que les parois de l'intestin ont commencé à se différentier.

L'œsophage donne naissance à deux appendices : 1° aux culs-de-sac de la radule et 2° à deux autres diverticules qui, d'après leur situation, doivent être considérés comme étant les ébauches des glandes salivaires.

Les culs-de-sac de la radule se forment avant les glandes salivaires. Leurs premiers vestiges deviennent manifestes au stade *C'*.

Dans le voisinage de l'orifice buccal les cellules de la paroi postérieure de l'œsophage se multiplient activement et constituent une plaque dont les contours apparaissent nettement dans des coupes longitudinales. Au stade subséquent cette ébauche primitive fait saillie en arrière et forme un cul-de-sac (fig. 29, *Sr*). Les parois de ce sac s'épaississent surtout dans sa portion postérieure close, et sa cavité se réduit d'autant. Au stade *H'* une membrane mésodermique se forme autour de cet organe. Les cellules mésodermiques s'accumulent surtout à la paroi antérieure du cul-de-sac de la radule. Au stade *I'* ses parois et surtout sa paroi ventrale antérieure se différencient en trois portions (fig. 35, *B*) : une médiane formant un coussinet sur lequel va apparaître la radule et deux latérales fortement épaissies.

En même temps se montre, à l'extrémité antérieure du cul-de-sac, une plaque épaisse qui proémine dans sa cavité, pour former une voûte au-dessus du coussinet. A ce stade apparaissent déjà les premières dents de la radule.

Les deux invaginations (culs-de-sac) qui constituent probablement les ébauches des glandes salivaires, se montrent plus tard en avant de la radule. Elles naissent à la paroi dorsale de l'œsophage et, au stade *H'*, s'allongent considérablement et s'enfoncent dans le mésoderme pédieux. Leurs parois sont formées de cellules cylindriques. Elles ne subissent aucune modification dans les derniers stades que j'ai réussi à observer.

Le rectum et l'intestin dérivent d'une ébauche commune aux dépens de l'entoderme secondaire. J'ai déjà décrit le mode de formation de l'entoderme secondaire aux dépens des macromères de l'entoderme primaire. L'amas de cellules de l'entoderme secondaire augmente de volume; au fur et à mesure de son accroissement, les cellules de l'entoderme primaire se réduisent. Dans ces dernières, on peut distinguer longtemps encore le deutoplasma et le protoplasma tenant en suspension de gros noyaux. Bien que je n'aie pas réussi à observer la division des noyaux de l'entoderme primaire, il ressort avec évidence du fait de la réduction graduelle des éléments qui le constituent, que l'entoderme secondaire se développe à ses dépens. A partir du stade *E'*, l'entoderme primaire n'est plus guère reconnaissable. Toute la portion interne de l'embryon se compose de petites cellules polyédriques dont le protoplasma renferme une grande quantité de granules vitellins; chacune d'elles possède un petit noyau sphérique et granuleux. Cette masse se transforme partiellement en un épithélium intestinal; elle est en partie résorbée, devient granuleuse et se liquéfie.

La différenciation de la paroi épithéliale de l'intestin n'intéresse pas en même temps toute la surface de l'entoderme. En outre elle s'opère fort lentement et est encore loin d'être achevée dans les derniers stades que j'ai réussi à observer. Les premiers indices de la transformation des cellules entodermiques en un épithélium apparaissent au stade *D'*. Du côté droit de l'embryon, en arrière de l'ébauche de la cavité palléale, se montre une petite plaque, qui consiste en un épithélium cylindrique; celle-ci passe insensiblement aux cellules polyédriques de l'entoderme secondaire. Cette plaque représente la première ébauche du rectum. Elle se soulève quelque peu au-dessus du niveau de la surface de l'entoderme; sous elle se montre un espace peu étendu, la cavité du rectum. Aux stades ultérieurs figurés de *A'* à *D'*, le rectum s'accroît en avant sous la forme d'un tube creux terminé en cul-de-sac; il longe le repli du manteau qui constitue la cavité palléale. La situation de cette portion du canal digestif par rapport au cœur, aux reins et au cœur embryonnaire se voit dans la série des figures 39, *A* à *E*. L'ébauche du rectum est plus voisine de la face ventrale de l'embryon que tous les organes susmentionnés. Son extrémité, terminée en cul-de-sac, se soude avec l'ectoderme du pli du manteau (fig. 39, *E*). C'est au point où se fait cette soudure que l'on verra apparaître l'anus au stade figuré en *G'*. Le rectum est rempli de grains vitellins pendant toute la durée de son évolution, ce qui permet de supposer que lui aussi résorbe les éléments nutritifs.

Après la formation du rectum a lieu la différenciation de l'intestin. Il se montre au stade figuré en *F'*, sous forme d'une plaque peu étendue appliquée contre l'ectoderme et semblable à l'ébauche du rectum. La seule différence consiste en ce que cette plaque ne se soulève point au-dessus de l'entoderme. Les parois latérales de l'intestin se montrent plus tard aux stades figurés en *H'* et en *I'*. Leur formation débute à droite là où siège le rectum et progresse d'avant en arrière. Cette plaque épithéliale se compose de cellules cylindriques qui se multiplient énergiquement, d'où il résulte que la plaque s'amincit à mesure qu'elle s'étend. Elle intéresse à peu près toute l'etendue de la première spirale de l'embryon tordu; en arrière et sur les côtés, elle passe insensiblement à la masse des cellules entodermiques qui ne sont pas encore transformées en épithélium. Toute la portion postérieure de l'entoderme, celle qui dans la suite donne naissance au foie, se constitue en partie de cellules polyédriques et en partie d'une substance granuleuse tenant en suspension des noyaux fortement modifiés. Les cellules épithéliales de la paroi latérale de l'intestin se distinguent des autres en ce que, aussitôt après leur différenciation, elles deviennent ciliées. La présence de cils dans la paroi de l'intestin contigue au rectum indique peut-être que ses cellules servent plutôt à l'éloignement des aliments non digérés par les autres cellules du vitellus, qu'à la digestion. En dessous de l'épithélium de la paroi latérale de l'intestin se trouve une masse finement granulée de vitellus, tenant en suspension quelques noyaux modifiés.

Il est difficile de suivre de proche en proche le processus de la transformation de la plus grande partie de la masse centrale de l'entoderme en une masse nutritive. Elle résulte de la destruction des cellules. Je puis dire seulement que les limites des cellules disparaissent, que les noyaux se renflent, perdent eux aussi leurs contours et se résolvent en une substance finement granulée, qui se confond bientôt avec le protoplasma, lui aussi fort granuleux, des corps cellulaires.

De la formation des feuillets embryonnaires du Vermet dans ses rapports avec la forme ancestrale des Métazoaires.

Le mode de segmentation de l'œuf, tel que je l'ai décrit en détail au début de ce mémoire, se rencontre, avec des variations plus ou moins étendues, chez un grand nombre d'animaux. Il conduit à la formation d'un amphigastrula. Je crois devoir, après avoir exposé, à un point de vue purement objectif, les différents stades de la segmentation et de la formation des feuillets chez le Vermet, faire connaître ici mes idées sur les liens qui rattachent ces phénomènes évolutifs à ceux que l'on a observés, au début de l'évolution, chez d'autres métazoaires.

La première tentative qui ait été faite, dans le but de ramener à un seul et même type les premiers phénomènes de l'évolution des métazoaires date d'il y a vingt ans. C'est à Hœckel que revient le mérite d'avoir tenté le premier cette synthèse et, nul ne le contestera, sa théorie de la Gastrœa a exercé une influence considérable sur les progrès de la morphologie moderne. Il se fait que les premières recherches soignées, relatives à la formation des feuillets de l'embryon, chez les invertébrés, portèrent sur des formes chez lesquels une gastrula, résultant d'un véritable embolie, apparaît dans le cours du développement. Comme le nombre des formes chez lesquelles on observe une vraie gastrula l'emportait sur celles où cette forme paraissait faire défaut, il pouvait sembler alors que l'archigastrula ou gastrula invaginée constitue une forme primordiale commune à tous les métazoaires. Cette affirmation constitue l'idée fondamentale de la théorie de la Gastrœa de Hœckel.

Hœckel, et avec lui beaucoup d'embryologistes qui acceptèrent ses idées, considérèrent comme pouvant être déduits de l'archigastrula les autres modes alors connus de la formation des feuillets.

Bien des objections furent faites, dès le moment où elle parût, à la théorie de Hœckel. Il paraissait impossible de faire dériver de l'archigastrula, en appelant à son secours la cœnogénèse, divers développements observés particulièrement chez les métazoaires inférieurs, tandis que la formation d'une gastrula par invagination paraissait pouvoir être déduite de ces formes plus primordiales. Chez plusieurs cœlentérés la formation de l'entoderme résulte, soit d'une immigration de cellules, soit d'une délamination de la blastula. La formation des deux feuillets primordiaux par délamination d'une assise cellulaire unique, entourant de toutes parts une cavité centrale, fut découverte chez les Géryonides par Mecznikow et par Fol. Le nombre des formes chez lesquelles l'on observa la formation de l'entoderme, soit par délamination de la paroi d'une blastula, soit par immigration de cellules dans le blastocèle, s'accrût d'année en année, au point qu'aujourd'hui ces derniers modes de formation des feuillets paraissent être notablement plus fréquents, chez les métazoaires inférieurs, que l'invagination. L'on en a conclu avec raison que l'archigastrula n'est pas une forme primordiale, mais bien au contraire une forme accidentelle ou, si l'on veut, secondaire; que les formes primordiales sont caractérisées par l'absence d'une cavité digestive ouverte et deux théories différentes tentèrent de se substituer à la théorie de la Gastrœa : la théorie de la *Planula* de Ray Lankester et la théorie de la *Parenchymula* de Mecznikoff.

Pour Ray Lankester la forme primitive des métazoaires est la *Planula.* Elle consiste en une vésicule close dont la paroi est formée de deux couches cellulaires, l'ectoderme et l'entoderme. La couche interne délimite une cavité digestive; mais celle-ci ne communique pas primitivement avec l'extérieur; elle est dépourvue de blastopore. La *Planula* procède d'une blastula par voie de délamination. Elle constitue un stade de l'évolution des Géryonides et de quelques autres méduses.

La *Parenchymula* de Mecznikow, désignée plus tard par le même auteur sous le nom de *Phagocytella,* procède d'une blastula, tantôt par délamination, tantôt par immigration de cellules isolées. Elle est dépourvue de cavité digestive, mais possède un blastocèle qui se remplit de cellules entodermiques immigrées. La *Parenchimula* n'est donc pas une vésicule mais bien une forme embryonnaire pleine. Ces deux théories, particulièrement celle de Mecznikow, indépendamment d'autres avantages, sont supérieures à la théorie de la Gastrœa, en ce qu'elles permettent de rattacher le stade didermique, commun au début de l'évolution de tous les métazoaires, aux formes coloniales des protozoaires et d'entrevoir ainsi le lien qui rattache les métazoaires primitifs aux organismes mono-cellulaires.

Mecznikow a fait un exposé très détaillé de sa théorie dans ses " *Embryologische Studien an Medusen.* „ Il voit le prototype des métazoaires dans des Flagellates coloniales, chez lesquelles les cellules seraient capables de se diviser suivant trois directions perpendiculaires entre elles, et il donne à ces êtres le nom de " *Metazoa flagellata.* „ Cette faculté des cellules flagellifères de se diviser suivant trois plans aurait amené d'une part la formation d'une planula, née par délamination, telle qu'on l'observe chez les Geryonides et, d'autre part, l'apparition de la Phagocytella (Parenchymula) d'autres méduses. L'on connaît plusieurs formes de transition entre ces deux types. La délamination ou l'immigration a pu s'effectuer au début en un grand nombre de points de la planula, se localiser plus tard en un point unique, répondant au pole de la blastula, où apparaîtra plus tard la bouche. Dans le premier cas l'immigration est multipolaire, dans le second elle est hypotrope. De ce dernier processus à l'invagination il n'y a qu'un pas. Si les cellules, au lieu d'immigrer une à une dans le blastocèle, s'y enfoncent toutes ensemble, elles donneront lieu à une véritable invagination. L'invagination peut donc être conçue comme dérivant de la délamination et l'immigration constitue une étape intermédiaire entre les deux processus extrêmes.

Quelque séduisante qu'elle puisse paraître, l'hypothèse de Mecznikow a, elle aussi, ses côtés faibles; ils ont été mis en évidence par Bütschli. Cet auteur fait observer avec raison que l'on cherche en vain l'avantage qui aurait pu résulter, soit d'une délamination, soit d'une immigration, pour les cellules primitivement rangées en une assise unique à la périphérie d'une colonie vésiculaire de flagellés. Dans de semblables colonies chaque cellule se procure elle-même sa nourriture; placées à la périphérie de la colonie, les unes à côté des autres, elles se trouvent dans des conditions bien plus favorables, au point de vue de leur nutrition, qu'immigrées à l'intérieur de la vésicule. Si l'on suppose une colonie de flagellés, dont tous les individus seraient également bien adaptés à l'accomplissement des fonctions motosensorielles et des fonctions de nutrition, l'immigration, vers l'intérieur de la vésicule, d'une partie des individualités cellulaires ne pourrait être que désavantageuse pour la colonie, en rendant la préhension des aliments plus difficile pour une partie tout au moins des associés. Logés à l'intérieur de la vésicule, ces individus devront écarter les cellules superficielles pour pouvoir allonger leurs pseudopodes, à moins de les faire passer par les méats intercellulaires superficiels. Dans l'une comme dans l'autre hypothèse, ils occuperaient une position bien moins favorable que s'ils étaient restés à la surface de la colonie. Cette objection perdrait de sa valeur s'il était permis de supposer, comme point de départ pour la phylogénèse des métazoaires, des colonies de flagellés vivant à la façon des plantes; mais il faut bien, pour rendre compte de l'évolution animale, supposer comme point de départ une colonie animale, c'est-à-dire une colonie de protozoaires se nourrissant à la manière des animaux. Aussi que voyons-nous dans les flagellés actuels, tels que les *Volvocinées* et les *Protospongia*, chez lesquels on observe le phénomène de l'immigration? Dès qu'elles quittent la surface pour pénétrer dans l'intérieur de la vésicule, les cellules cessent de se procurer leur nourriture. Elles n'immigrent que lorsqu'est arrivé pour elles le moment de la reproduction; elles sont alors chargées d'une réserve alimentaire et l'on conçoit, que n'ayant plus besoin de nourriture, elles trouvent un avantage sérieux à quitter la surface, pour s'adonner, à l'abri des causes extérieures, aux soins de la reproduction.

Bütschli proposa une théorie nouvelle bien connue sous le nom de “ *Théorie de la Plakula.* „ Lui aussi prend comme point de départ une colonie de flagellés, non plus de flagellés vésiculiformes, comme l'avaient fait ses prédécesseurs, mais bien de flagellés lamellaires, comme le sont les *Gonium* par exemple. L'organisme lamelleux, formé au début par une seule assise cellulaire, se compliqua par subdivision des cellules primitives en deux assises adjacentes entre elles. C'est ce flagellé didermique supposé que Bütschli appelle Placula. De plane qu'elle était d'abord la placula, en s'incurvant, devint hémisphérique et puis progressivement elle se compléta, de façon à devenir une Gastrula sphéroïdale ou ovoïde, pourvue d'un blastopore à l'un de ses pôles. La blastula serait, dans cette hypothèse, une forme cœnogénétique et non palyngénétique et le blastocèle ne serait point homologue à la cavité des flagellates vésiculaires, mais bien une cavité interposée entre la couche des cellules motosensorielles et la couche des cellules nutritives. La formation de l'archigastrula serait précédée par la transformation cœnogénétique de la placula en une blastula vésiculaire, dont l'un des hémisphères serait motosensoriel, l'autre nutritif. Pour Bütschli, la formation de l'archigastrula serait le résultat d'un retard dans le processus de la délamination. L'invagination ne s'opèrerait qu'après que la placula se serait transformée en une sphère. L'archigastrula dériverait donc, non pas de la placula, mais d'un stade précoce non différencié du stade placula et Mecznikow propose de désigner ce stade sous le nom de " *Proplakula.* „

Bien que l'hypothèse de Bütschli ait été émise dans le but de tourner les difficultés que soulève l'hypothèse de Mecznikow, il faut bien reconnaître qu'elle ne les résoud pas complètement. Bütschli fait observer que l'immigration de cellules dans la cavité centrale ne peut être avantageuse, qu'elle doit même être désavantageuse à une colonie vésiculaire de flagellates, primitivement formée d'un assise unique de cellules périphériques toutes semblables entre elles, comme c'est le cas chez les Volvox, par exemple.

Mais quel avantage peut-il y avoir à ce qu'une colonie lamellaire, monodermique, devienne didermique? Bütschli reconnaît lui même qu'il est difficile de dire en quoi une semblable transformation peut avoir été avantageuse et il se borne à dire qu'en tous cas, elle ne peut avoir été désavantageuse.

L'argument qu'il tire du mode de développement observé chez *Cucullanus*, *Rhabdonema*, *Lumbricus, Phoronis*, *Chiton, Ascidia mentula*, *Paludina, Sagitta,* ne paraît pas très probant : le stade visé par Bütschli ne peut être ramené, ni au type de la blastula, dans laquelle le blastocèle serait faiblement développé, ni au type de la placula, puisqu'un blastocèle s'y trouve déjà sous la forme d'une fente.

De plus l'on ne connait, parmi les flagellates, aucune forme répondant au type de la placula supposée.

Tous les flagelles lamelliformes, à la manière des Gonium, sont formés d'une assise unique de cellules, et sont des colonies homoplastides. Seuls les flagellates vésiculaires sont hétéroplastides. Bütschli s'appuie sur l'existence du type *Trichoplax,* découvert par F. E. Schulze. Mais il faut bien reconnaître que l'on connait trop peu, non seulement la structure, mais encore et surtout le développement de cet organisme, pour que le rapprochement tenté par Bütschli puisse être considéré comme fondé, alors surtout que, par la présence non de deux, mais de trois couches cellulaires, le *Trichoplax* s'éloigne si considérablement du type hypothétique de Bütschli.

Il me paraît incontestable qu'aucune des hypothèses que nous avons passées en revue ne permet de se rendre compte de la raison qui, en déterminant l'immigration de cellules nutritives dans l'intérieur d'une colonie monodermique, a amené la formation d'un organisme didermique, prototype et souche de l'ensemble des Métazoaires.

L'hypothèse de la Gastrœa (Gastrœatheorie) serait la plus acceptable, n'était qu'elle n'explique ni la Planula, ni la Parenchymula, si fréquentes dans l'évolution des Métazoaires inférieurs et des Zoophytes en particulier. L'immigration s'observe non seulement dans l'édification du stade didermique des Métazoaires, mais même chez les Protozoaires coloniaux. Dans les flagellates coloniaux tels que Volvox, Protospongia, etc., l'on observe en effet un processus fort semblable à celui que l'on connaît chez les Zoophytes sous le nom d'immigration cellulaire. Des cellules superficielles quittent la périphérie et gagnent la profondeur pour y servir à la reproduction. Les colonies de Volvox, constituées d'un assise périphérique de cellules motosensorielles, logeant à leur intérieur un certain nombre de cellules immigrées, rappellent si complètement les stades reculés de l'évolution des Métazoaires caractérisés par la présence de cellules immigrées, que l'on peut, me paraît-il, se fonder sur cette ressemblance pour justifier l'hypothèse que je vais développer.

La première différenciation cellulaire, caractérisant le passage des protozoaires coloniaux au prototype des Métazoaires a consisté dans la division des cellules, en motonutritives d'une part, en cellules génitales de l'autre. Les cellules nutritives des Métazoaires procèdent elles-mêmes de cellules primitivement affectées aux besoins de la reproduction.

Cette idée a été conçue simultanément par Götte et par moi. Je l'ai formulée il y a quelques mois dans le *Biologisches Centralblatt.* Elle présente des connexions étroites avec la question de l'origine du blastopore. Si jusqu'ici l'on s'est livré à de longues et patientes recherches, si l'on a discuté à perte de vue sur la destinée du blastopore, sur les liens génétiques qui rattachent cet orifice à la bouche et à l'anus de l'adulte, l'on s'est beaucoup moins préoccupé des causes de son apparition ou de son occlusion, et aucune hypothèse plausible n'a été émise, ni sur sa genèse, ni sur la raison de son occlusion chez tant d'animaux.

L'on admet généralement que, chez les formes ancestrales des Métazoaires, le blastopore aurait fonctionné comme bouche. Mais comment comprendre alors sa disparition chez les Métazoaires actuels et l'apparition d'orifices secondaires, la bouche définitive et l'anus, qui fort souvent apparaissent à l'endroit même où s'est opérée la soudure des lèvres du blastopore? La physiologie ne peut rendre compte de ces faits. Ils deviennent au contraire très compréhensibles, si l'on admet que la forme ancestrale des Métazoaires doit être cherchée dans des colonies vésiculaires de Flagellates se développant à la manière des Volvox actuels, que le blastopore répond à l'orifice que présentent les jeunes colonies de Volvox et qui, lui aussi, disparaît dans le cours de l'évolution. Les Volvox se développent aux dépens d'un stade lamelliforme, pendant lequel ils peuvent être comparés à des Gonium. La lame s'incurve, donne naissance à une calotte ouverte, dont l'orifice se rétrécit progressivement et se ferme enfin, au moment de la maturation des produits sexuels. L'organisme hypothétique que nous considérons comme la souche des Métazoaires devait se développer de la même manière; mais il différait des Volvox actuels en ce que les individualités cellulaires de la colonie étaient capables de nutrition animale comme c'est probablement le cas chez les *Protospongia.* Comme les Volox, l'ancêtre hypothètique des Métazoaires était capable d'engendrer des cellules génitales, semblables à des parthenogonides. Ces cellules probablement amæboïdes, comme celles des *Protospongia*, après s'être séparées de la paroi de la colonie, tombaient dans le *génitocèle,* nom sous lequel nous désignons la cavité de la colonie. La maturation des cellules génitales et l'évolution des embryons s'opérant dans cette la cavité, après l'occlusion de la vésicule, il est clair que le génitocèle constitue une véritable chambre d'incubation destinée à protéger les germes et leurs dérivés.

L'on sait que, chez les Volvox, les colonies filles peuvent donner naissance à des parthénogonides avant de sortir de la colonie mère; que parfois aussi elles éclosent avant l'occlusion de leur orifice. Nous sommes autorisés à penser que les mêmes faits ont pu se présenter chez les formes ancestrales des Métazoaires, tout au moins à titre de particularités individuelles. Il devait être avantageux, pour la nutrition des cellules génitales, capables de mouvements amæboïdes, que l'éclosion se fit avant l'occlusion de l'orifice colonial. Cette éclosion précoce, d'abord accidentelle, par cette seule raison qu'elle constituait un avantage pour les colonies nées prématurément, a dû bientôt dévenir héréditaire et constante, et la persistance de l'orifice a du s'accuser davantage de génération en génération. Les formes pourvues d'un orifice, pendant une période plus ou moins prolongée de l'existence, se trouvant dans des conditions plus favorables au point de vue de l'alimentation des parthénogonides, ont dû produire un nombre croîssant de cellules reproductrices et se multiplier plus activement que les autres.

Il a dû naître des formes passant la plus grande partie de leur existence sous forme de vésicules ouvertes, fortement chargées de parthénogonides, et chez lesquelles l'occlusion de l'orifice ne s'opérait qu'au moment de la maturation des cellules reproductrices et de la formation de colonies filles aux dépens des parthénogonides. Ce stade ouvert est pour nous le prototype des Métazoaires. Je l'ai appelé *génitogastrula.* Il persiste pendant la plus grande partie de la vie de l'organisme maternel et le stade fermé, devenu secondaire, n'apparait plus qu'au moment de la reproduction..

Il est à supposer que la nutrition active des parthénogonides a déterminé une multiplication rapide de ces éléments. Il a dû arriver que toutes les parthénogonides n'ont pas pu donner naissance à des colonies filles, l'espace délimité par la couche cellulaire périphérique de l'organisme maternel étant nécessairement limité. Une partie d'entre elles n'ont pu arriver à maturité ; elles ont conservé leurs mouvements amæboïdes ; delà la subdivision du groupe des parthénogonides en deux catégories de cellules : les cellules génitales et les cellules nourricières.

Je propose le nom de *Phagogénitoblaste* pour désigner la couche interne composée de cellules nourricières et de cellules génitales, et je conserve, pour désigner la couche externe formée de cellules amæboïdes, le nom de *Kynoblaste* proposé par Mecznikow.

Les cellulles nourricières du Phagogénitoblaste ne pouvaient fonctionner facilement que pour autant que l'orifice colonial restât ouvert. Il était donc avantageux pour l'ensemble de la colonie, que l'occlusion de l'orifice ne se produisît qu'au moment de la maturation des produits sexuels et de la formation des colonies filles.

L'expulsion des embryons dut entraîner la formation d'un ou de plusieurs orifices de sortie et il était indifférent que l'orifice servant à l'élimination des germes coïncidât ou non avec l'orifice colonial primitif. Ces orifices secondaires une fois formés ont pu persister pour constituer une bouche ou un anus secondaires.

La série des modifications que nous avons signalées se retrouve dans le même ordre, dans le cours de l'évolution des Métazoaires. L'on y constate bien en outre des modifications cœnogénétiques ; l'enveloppement des macromères par les micromères (l'épibolie), aussi bien que l'invagination (embolie); mais ces phénomènes ne sont cependant que la reproduction de l'incurvation du stade lamelliforme des flagellates coloniaux. Le blastopore est pour nous un reste de l'orifice colonial ; la soudure des lèvres du blastopore répond à l'occlusion de l'orifice colonial. La formation de nouveaux orifices (bouche ou anus) se lie phylogénétiquement à l'apparition d'un orifice secondaire dans les colonies de flagellates.

Il faut s'attendre à priori à voir la genèse des feuillets embryonnaires ne reproduire que fort imparfaitement les processus génétiques primitifs et, en fait, l'on constate des variations multiples dans le mode de formation des couches cellulaires primitives.

Les stades confondus sous le nom de *blastula,* n'ont pas tous, à notre avis, la même signification, mais se rattachent à deux types qu'il y a lieu de distinguer, ce qui ressort clairement de la manière dont ils engendrent la gastrula.

Dans l'un de ces types auquel se rapportent les blastula formées par délamination ou par immigration, la *Schizoblastula* et la *Poreioblastula,* comme je les ai désignées dans mon opuscule “ *Urform der Heteroplastiden,* „ la blastula est palyngénétique : elle répond à une colonie de flagellates vésiculeuse close; la formation des cellules génitales s'opère après l'occlusion de l'orifice colonial. La cavité représente le Phagogénitocèle. Dans le second type, qui embrasse les diverses formes de *Gastroblastula,* l'*Amphiblastula,* l'*Archiblastula,* la *Periblastula* et la *Discoblastula,* nous avons à faire à des altérations cœnogénétiques. La cavité de la blastula est ici un blastocèle dont l'apparition précoce témoigne de l'intervention de la cœnogenèse. De même que, chez les Volvox, le moment de l'apparition des cellules génitales peut probablement varier et coïncider avec des stades différents de l'évolution de la vésicule, de même, chez les Métazoaires, les cellules endodermiques peuvent apparaître à différents moments de la formation de la blastula, tantôt avant, tantôt après l'occlusion de la vésicule. Dans Schizoblastula et Poreioblastula, les cellules entodermiques se forment aux dépens des parois de la vésicule close. Comme ces formes répondent à une colonie de flagellate, formée par une assise unique de cellules périphériques, leur blastopore existe avant la différentiation de l'entoderme, et n'est point l'orifice qui, plus tard, met en communication avec l'extérieur la cavité gastrogénitale. Dans Poreioblastula les cellules entodermiques se forment par division longitudinale des cellules de la blastula et la formation du feuillet interne résulte d'une immigration. Dans Schizoblastula, les cellules de la blastula se divisent transversalement, parallèlement à la surface, d'où résulte que l'endoderme se forme par délamination. Pour rattacher l'un à l'autre ces deux processus, Mecznikow a supposé que, dans la forme ancestrale supposée des Métazoa Flagellata, la division cellulaire pouvait s'opérer dans trois directions et que cette faculté a été héritée par les Métazoaires. Les nombreuses observations de Mecznikow sur la formation des Poreioblastula, nous autorisent à penser que la division longitudinale des cellules a été le mode primordial de multiplication de ces éléments et une série de forme de transition conduisant à la division transversales se présentent : les plans de division, au lieu d'être perpendiculaires à la surface sont souvent obliques.

Les Gasteroblastula sont beaucoup plus variées que les blastula du premier type, ce qui doit être, si elles sont réellement le résultat de modifications cœnogénétiques. La cœnogenèse a amené une différentiation précoce des cellules entodermiques en même temps qu'une apparition précoce du blastocèle qui, dans les représentants du premier type, ne se montre qu'après l'apparition de la cavité digestive. La distribution inégale du vitellus nutritif dans les blastomères a exercé aussi son influence sur les stades successifs de l'évolution des Gasteroblastula. L'étendue du blastocèle varie et dépend de la quantité plus ou moins considérable de vitellus nutritif dans les macromères.

Dans les Gasteroblastula la séparation des éléments entodermiques et ectodermiques s'opère pendant la segmentation et souvent s'accuse, quoique ce ne soit pas toujours le cas, par une répartition inégale du vitellus nutritif, d'où résulte la formation de macromères et de micromères. Chez les mollusques, chez lesquels la segmentation s'opère comme chez le Vermet, cette différence se manifeste au stade où l'œuf se divise en huit, bien que la différenciation des éléments ectodermiques d'une part, entodermiques de l'autre, n'apparaisse que plus tard. L'Amphiblastula et l'Amphigastrula, où le blastocèle est très réduit, sont le résultat de cette forme de segmentation.

La transition des blastula et gastrula épiboliques aux formes endoboliques s'observe, d'une part. chez quelques mollusques (*Patella, Fusus*), où les macromères s'enfoncent quelque peu et où le blastocèle se développe plus fortement que dans les amphigastrula typiques, d'autre part chez les formes aplaties de blastula où le blastocèle est faiblement développé. L'épibolie et l'endobolie sont au fond des processus similaires : ils ne diffèrent entre eux que par des particularités mécaniques de l'enveloppement. Dans la formation des gastrula endoboliques, les cellules de l'entoderme, qui constituent l'un des hémisphères de la blastula, se divisent suivant leur longueur et donnent naissance à une mince plaque qui cède à la pression de l'hémisphère ectodermique de la blastula et s'invagine dans l'intérieur du blastocèle. L'invagination est le résultat de la pression exercée par la couche ectodermique sur les bords de la portion entodermique de la blastula. Grâce à sa minceur, la portion entodermique de la blastula cède facilement à cette pression. Dans les formes épiboliques, tantôt les cellules entodermiques restent complètement indivises, tantôt, au contraire, elles se divisent dans tous les sens en formant un amas cellulaire qui, à raison même de sa masse, résiste à la pression de l'hémisphère ectodermique. Bien que le volume des cellules entodermiques joue un rôle important dans la détermination de la forme de la gastrula, elle ne constitue point la condition exclusive de l'apparition de cette forme. Dans quelques mollusques (*Natica, Patella*), malgré le volume considérable des cellules entodermiques, on voit apparaître une gastrula endobolique quelquefois fort nettement accusée (*Natica*). Dans des formes semblables, la division des cellules entodermiques marche rapidement ; elle se fait exclusivement dans le sens de la longueur des cellules. Par contre, dans d'autres mollusques, où les cellules entodermiques ont le même volume, mais où elles ne se fractionnent pas avant l'occlusion du blastopore, ou bien se fractionnent dans différentes directions, on voit apparaître une gastrula épibolique bien caractérisée.

Pour le moment, il est difficile d'expliquer d'où dépend la direction suivant laquelle s'opère la division des cellules. La cause en est probablement dans la texture moléculaire des cellules elles-mêmes et il y a lieu de penser que les différences sont dues à des modifications cœnogénétiques.

La formation du mésoderme est un des problèmes les plus obscurs de l'embryologie comparée. Depuis que l'on a commencé à étudier le développement, l'on a cherché à ramener la formation du mésoderme des divers types à un seul et même processus. L'on n'y a guère réussi. Plus les observations se sont multipliées, plus il est devenu évident que la génèse du mésoderme s'accomplit de diverses manières.

L'on a vu : 1° que le mésoderme se forme ici, aux dépens de l'ectoderme, là aux dépens de l'entoderme ; 2° que même dans les cas où le mésoderme procède de l'entoderme, soit sous forme de sacs péritoneaux, soit sous forme de mésoblastes primitifs, soit par délamination de l'entoderme, les processus évolutifs sont trop variés pour pouvoir être ramenés à un schema unique et déduits d'un seul et même processus fondamental. En ce qui me concerne j'ai pu démontrer que, chez les mollusques, l'on constate deux modes de formation du mésoderme : il dérive tantôt de l'ectoderme, tantôt de l'entoderme. Dans quelques espèces des mollusques, notamment chez *Nassa mutabilis* le mésoderme se forme pendant la durée de la segmentation. Il apparaît sous la forme d'une ébauche spéciale, à côté des feuillets embryonnaires primordiaux, et son mode de formation ne peut être assimilé à aucun des types susmentionnés.

Néanmoins la majorité des embryologistes s'efforce de ramener tous les cas de la formation du mésoderme au type de l'origine entodermique et spécialement au type de la formation des mésoblastes primitifs établi par Rabl. Cette manière de voir a rallié un grand nombre de partisans, parmi les embryologistes modernes. J'ai déjà fait observer, dans la partie générale de mes études sur le développement des annélides, que, dans la plupart des cas où elle est admise, l'origine des bandelettes mésodermiques aux dépens des mésoblastes primitifs n'est pas prouvée; jusques dans ces tout derniers temps aucun embryologiste n'avait pu fournir de preuves incontestables établissant que les bandelettes mésodermiques proviendraient de la division des mésoblastes primitifs. Dernièrement cependant, Patten (1), en découvrant des noyaux en division dans les mésoblastes primitifs, a pu établir que les bandelettes mésodermiques se forment réellement, chez Patella, aux dépens de ces éléments.

Dès qu'il est prouvé que les mésoblastes primitifs sont vraiment l'origine des bandelettes mésodermiques, chez *Patella*, il devient éminemment probable que l'origine de ces bandelettes est la même chez les autres mollusques qui possèdent des mésoblastes primitifs. Mais il n'en résulte pas que tout le mésoderme se forme de cette manière, moins encore qu'une semblable origine serait constante dans un ou plusieurs types d'animaux issus d'une forme ancestrale commune, comme c'est le cas pour les annélides et les mollusques. J'ai étudié avec le plus grand soin le mode de formation du mésoderme dans *Vermetus;* j'ai cherché à découvrir des cellules que l'on aurait pu considérer comme des mésoblastes primitifs, mais je n'ai pu en découvrir. Par contre mes préparations démontrent avec évidence qu'ici le mésoderme dérive tout entier de l'ectoderme et j'ai pu représenter toute une série de stades montrant la séparation des cellules mésodermiques d'avec l'ectoderme.

Si la formation des bandelettes mésodermiques aux dépens de mésoblastes primitifs était un phénomène primordial comment expliquer les cas où elles naissent aux dépens de l'ectoderme ? Je pense que si l'on veut rester sur le terrain solide de l'observation, il faut bien reconnaître que le mésoderme peut naître indifféremment, soit de l'ectoderme, soit de l'entoderme et la circonstance que les deux modes de formation se rencontrent chez des espèces voisines démontre que les deux modes de formation se lient l'un à l'autre beaucoup plus intimement que l'on n'est généralement tenté de le croire.

---

(1) PATTEN. *Embryology of Patella.* (Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. Bd, VI.)

La formation du mésoderme nous apparaît comme une complication de la forme *diploblastique* primordiale des métazoaires. Cela ressort : 1° de ce qu'il existe des métazoaires dépourvus du mésoderme et 2° de ce que la formation du mésoderme est consécutive à la formation de l'ectoderme d'une part, de l'entoderme de l'autre, dans l'ontogénie des métazoaires qui possèdent ce troisième feuillet. Nous sommes donc autorisés à penser que dans l'histoire phylogénique des Métazoaires, la formation du mésoderme est survenue après la formation de l'entoderme. Nous avons exposé plus haut les considérations qui nous autorisent à supposer que l'immigration de cellules amœboïdes (cellules génitoentodermales) dans l'intérieur du génitocèle de la génitogastrula, a dû être de plus en plus active, dès le moment où, grâce à la présence d'un orifice s'ouvrant dans la génitocèle, ces cellules se sont trouvées dans des conditions favorables à leur nutrition : car plus a été grand le nombre des cellules nourricières, plus grande a dû être la prospérité de la colonie.

Si l'on imagine que pour l'une ou l'autre raison, l'accroissement de la génitogastrula, par exemple, les cellules vibratiles qui servaient à la locomotion de l'organisme n'ont plus suffi à sa translation et que cette insuffisance ait déterminé une adaptation graduelle des cellules amœboïdes profondes aux besoins de la locomotion, par transformation d'une partie des cellules nourricières en cellules musculaires, il a dû en résulter la formation d'une couche contractile interposée entre l'ectoderme et le génito-entoderme. L'on conçoit que cette couche de cellules ait pu dériver indifféremment des cellules périphériques du génito-entoderme ou, par immigration, de cellules nouvelles, procéder de l'ectoderme. Les cellules, quelque soit leur origine ont pu se transformer, les unes aussi bien que les autres, en cellules musculaires, les cellules du génito-entoderme n'étant elles-mêmes, par leur origine que des cellules ectodermiques immigrées dans le génitocèle. Il a dû être indifférent à l'organisme que les cellules mésodermiques proviennent de l'immigration de nouvelles cellules ou bien de cellules antérieurement immigrées. Dans les deux cas il a du apparaître une gastrula triploblastique, dans laquelle une portion des cellules s'est transformée en muscles primordiaux; mais, dans l'un cas, le mésoderme paraîtra avoir une origine entodermique, dans l'autre une origine ectodermique.

Ce processus de la formation de la couche mésodermique (muscles primitifs) a été hérité par les métazoaires. De même que la genèse de l'entoderme s'est modifiée par des causes cœnogénétiques, de même la formation du mésoderme, suivant qu'elle précède ou qu'elle suit l'occlusion de la vésicule ectodermique, présentera des apparences diverses et paraîtra résulter de processus différents. Comme l'origine du mésoderme est plus variée que celle de l'entoderme, (on a vu qu'il peut se former aux dépens de l'ectoderme aussi bien que de l'entoderme), les modifications qu'il subit durant son évolution sont aussi plus variées que celles de l'entoderme. Cela explique les énormes différences signalées, quant au moment de l'apparition du mésoderme et quant aux formes sous lesquelles il se montre. Ces différences qui portent souvent sur la marche ultérieure de l'évolution du mésoderme, dépendent de causes cénogénétiques ayant agi sur les stades précoces de l'évolution.

La différenciation de fibres musculaires dans les cellules épithéliales (épithélium musculaire) des cœlentérés, et probablement aussi de quelques larves de vers, ne peut être considérée comme le mode primaire de la formation du mésoderme. L'épithélium musculaire qui est en général fort peu répandu est, pour nous, le résultat d'une adaption secondaire de formes dépourvues d'un véritable mésoderme. Aussi les fibres musculaires des cœlentérés ne peuvent-elles pas être comparées aux fibres musculaires des autres animaux : celles-ci procèdent de cellules qui, au début, ne sont point différenciées, qui fournissent le matériel nécessaire à la formation de différents tissus, et forment un feuillet embryonnaire spécial.

Par la variabilité de leur origine, *les cellules génitales* présentent une grande ressemblance avec le mésoderme. Malheureusement la genèse des cellules génitales est fort peu connue chez la plupart des Métazoaires.

L'on sait cependant que ces cellules peuvent dériver indifféremment de l'ectoderme ou de l'entoderme, en ce sens, que chez certains animaux, elles procèdent du feuillet externe, chez d'autres du feuillet interne. On aurait pu s'attendre, en se fondant sur l'hypothèse que je viens d'exposer touchant l'orgine de l'entoderme, hypothèse d'après laquelle ce feuillet serait le produit des cellules génitales, à voir ces dernières naître toujours de l'entoderme. Cette conclusion ne serait légitime que pour autant qu'il serait établi que l'immigration des cellules cesse, dès que l'entoderme se trouve constitué. Mais, comme je l'ai déjà fait observer, cet arrêt précoce de l'immigration ne serait guère avantageux à l'organisme : il a du au contraire être avantageux que cette immigration pût se continuer pendant longtemps.

Il est hors de doute que l'origine entodermique des cellules génitales est le mode primitif de leur formation. Les quelques données que nous possèdons touchant ce processus dans les cas où la genèse des ébauches sexuelles se rattache aux stades précoces de l'évolution des invertébrés démontrent cette origine entodermique des cellules génitales. (Sagitta (1), Moina (2).

La où les organes reproducteurs paraissent comparativement fort tard, alors que la différenciation des autres organes est déjà notablement avancée (Vertébrés), on voit nécessairement apparaître quelques déviations de ce mode de formation primitif des organes génitaux. Si l'on reconnait que l'immigration des cellules peut s'opérer encore, après la formation de l'entoderme, on peut admettre la possibilité de la formation des cellules génitales aux dépens de l'ectoderme par l'intermédiaire d'une immigration nouvelle comme nous l'admettons pour le mésoderme. En ce qui concerne la formation des cellules génitales, ce retard est encore plus probable, attendu que leur différenciation dépend de conditions plus nombreuses que la différenciation du mésoderme.

---

(1) O. S. R Hertwig. *Die Chætognaten.* (Jenaïsche Zeitsch. f. Naturw. u. Medicin. Bd. XIV).

(2) Grobben. *Zur Entwickelungsgeschichte d. Moina rectirostris.* (Arb. a. d. Zool. Inst. Wien. Vol. II).

Il est certain que l'origine ectodermique des cellules génitales se rencontre plus rarement dans les Métazoaires que l'origine entodermique. Cela dépend de ce que les cellules entodermiques sont placées dans des conditions plus favorables à la nutrition que les cellules ectodermiques. L'origine ectodermique des cellules génitales doit s'accompagner d'une série de phénomènes qui ne sont point signalés à l'origine entodermique. Les cellules génitales dérivées de l'ectoderme, aussitôt après leur différenciation, s'enfoncent dans la portion antérieure de l'embryon, plus fournie de matériaux nutritifs, pour y rester ou pour revenir à l'endroit de leur formation. Pour s'en convaincre, il suffit de se rappeler les migrations remarquables des cellules génitales d'une couche à l'autre chez les hydroïdes : elles ont été observées par Kleinenberg (1), et fort ingénieusement expliquées par Weissmann (2).

Une semblable immigration des cellules génitales de la périphérie vers l'intérieur se rencontre aussi chez les insectes, où les cellules génitales dérivent des cellules polaires, situées à la périphérie de l'œuf et s'enfoncent fort tard dans le vitellus.

---

(1) KLEINENBERG. *Uber die Entstehung der Eier bei Eudendrium.* (Zeitsch. für wiss.-Zoologie, Bd. 35).

(2) WEISSMANN. *Die Entstehung der Sexualellen bei den Hydromedusen.*

Relations phylogéniques entre les Mollusques et les autres bilatéraux.

Bien que les recherches de mes devanciers aient largement contribué à préparer la solution de la question de savoir quels sont les rapports de parenté entre les mollusques et les autres bilatéraux, l'on est loin d'être arrivé à résoudre définitivement le problème. En ce qui concerne l'évolution des organes qu'il importe de prendre en premier lieu en considération, le système nerveux et les dérivés du mésoderme, il y a une grande divergence de vues et les résultats des recherches particulières ont conduit à des opinions fort diverses en ce qui concerne les affinités des Mollusques. Les formes larvaires des mollusques aussi bien que l'organisation des adultes démontrent l'existence d'un lien génétique entre les mollusques et les vers. Mais à quel groupe de vers faut-il les rattacher? Est-ce aux Plathelmintes? est-ce aux Annélides. Ces questions ne peuvent être tranchées qu'à l'aide des données relatives à l'évolution du système nerveux et du mésoderme; je veux m'arrêter un moment à considérer les résultats fournis par l'étude du développement de ces organes chez les mollusques.

Dans mes études sur le développement des Annélides (1), j'ai partagé les vers en deux grands groupes, en me fondant sur l'organisation des formes larvaires et sur l'évolution du système nerveux : les Cephaloneura et les Neuraxonia.

J'ai distingué trois formes larvaires qui se développent successivement, la *Trochogastrula*, la *Trochophora* et la *Trochoneurula*. Les formes larvaires des Cephaloneura s'arrêtent, dans leur évolution, au stade Trochophora; aussi le système nerveux de ce groupe dérive-t-il tout entier de la seule plaque sincipitale. Les formes larvaires de Neuraxonia passent par les trois stades évolutifs; aussi le système nerveux de ce groupe est-il plus complexe. Il est le produit de la combinaison d'organes dérivés de la plaque sincipitale d'une part, des plaques médullaires de l'autre. L'évolution du mésoderme dans les Annélides et les autres Neuroxonia demande encore de nouvelles recherches. Néanmoins, dans le cas unique jusqu'ici, où l'évolution de la trochophora, aux dépens d'une gastrula invaginée, a pu être observée en détails, j'ai en vue les recherches de Hatschek sur l'évolution d'*Eupomatus uncinatus*, il a été constaté qu'il y a lieu de distinguer deux périodes dans la formation du mésoderme : 1) la formation des bandelettes mésodermiques primitives et 2) celle des bandelettes secondaires. D'après Hatschek ces deux formations dérivent d'une ébauche commune représentée par les mésoblastes primitifs. Les cellules des bandelettes primitives se repandent dans le blastocèle et donnent lieu à la formation d'un mesenchyme. Les bandelettes secondaires se délaminent pour former le cœlome. L'existence de ces deux ébauches mésodermiques distinctes est probablement commune à tous les Annélides, aux Géphyriens (Echiurus), et à plusieurs autres groupes de vers appartenant au groupe des Neuraxonia.

---

(1) Voyez, *Archives de Biologie*, vol. VI, fasc. IV.

Le mésoderme primaire apparaît-il toujours sous la forme de deux bandelettes symétriques, ou bien, peut-il se montrer dès l'abord sous l'aspect de cellules éparses? c'est-là une question qui reste à trancher. Néanmoins la présence des cellules mésenchymateuses dans les Trochophora de Polygordius, d'Echiurus et d'autres annélides, bien avant la formation des bandelettes mésodermiques, démontre que le processus de la double formation du mésoderme est caractéristique de tous les annélides. L'on ne peut douter qu'elle n'ait une grande importance pour la morphologie du mésoderme. Dans les Cephaloneura (Plathelmintes, Rotateurs), il n'existe qu'une seule forme de mésoderme : elle apparaît tantôt sous l'aspect de cellules éparses, tantôt sous la forme de deux (Rotateurs), (1) tantôt de quatre bandelettes (Turbellariés) (1). Ce mésoderme est formé d'un tissu parenchymateux et ne se délamine jamais pour donner lieu à la formation d'une cavité cœlomique, comme c'est le cas dans les Enterocéliens de Hertwig.

---

(1) ZACHARIAS. *Uber Fortpflanz. und Entwickl. von Rotifer vulgaris.* (Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 41),

Aussi est-il fort probable que les Cephaloneura se caractérisent par la présence d'un seul et unique mésoderme primaire. Dans plusieurs représentants des Neuraxonia, au contraire, comme je viens de le faire observer, on voit apparaître deux formes de mésoderme. Il est probable que leur mésoderme primaire correspond au mésoderme des Cephaloneura et que leur mésoderme secondaire est une formation propre aux Neuraxonia. Si les recherchers ultérieures viennent à démontrer la formation successive de deux ébauches mésodermiques dans un grand nombre d'animaux bilatéraux, l'on pourra considérer à bon droit cette particularité comme distingnant essentiellement la Trochoneura de la Trochophora. Il en résulterait une confirmation éclatante des idées que j'ai développées dans mes études sur les Annélides, quant à la nécessité de distinguer l'une de l'autre ces deux formes larvaires.

La Trochophora serait caractérisée par la présence du mésoderme primaire, la trochoneurula par l'apparition ultérieure d'un mésoderme secondaire. Les cas où le mésoderme primaire fait défaut en apparence et où de prime abord on voit apparaître un mésoderme secondaire capable de délamination, doivent être considérés comme les résultats d'une accélération embryogénique.

Plusieurs faits bien établis semblent démontrer qu'il existe des affinités réelles entre les mollusques et les Turbellariées, d'une part, et, d'autre part, entre les mollusques et les annélides. Ainsi l'apparition de la cavité du corps sous forme de lacunes (Schizocèle), l'existence de quelques formes actuelles, telle que *Rhodope*, qui réunissent les caractères des Turbellariés et ceux des mollusques, sont autant d'indices d'une parenté possible entre les mollusques et les Turbellariés.

---

(1) HALLEZ. *Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés.*

D'autre part la ressemblance des larves des mollusques avec celles des annélides, reconnue déjà par mes devanciers, démontre aussi une affinité entre ces deux types.

Néanmoins, pour élucider la question, il importe d'examiner de plus près le développement de quelques organes et principalement du système nerveux et du mésoderme. Passons à la considération de ces processus.

Les difficultés pratiques qui se présentent, quant on cherche à s'éclairer sur la genèse du système nerveux des mollusques, sont si grandes, que les auteurs qui se sont appliqués à élucider ces problèmes, sont arrivés à des conclusions fort divergentes et inconciliables entre-elles. Malgré le nombre considérable des publications, qui ont vu le jour depuis quinze ans, sur l'ontogénie des mollusques, l'on n'a pas réussi jusqu'ici à établir, pour une seule espèce, une description complète et détaillée du développement de toutes les portions du système nerveux central. L'évolution des ganglions ventraux présente des difficultés toutes spéciales, à raison de la rapidité avec laquelle ils se forment, à raison aussi des connexions étroites qui existent entre leurs ébauches et le mésoderme ambiant.

J'ai demontré déjà, en 1872, que les ganglions pédieux dans Calyptrœa (1) dérivent de l'ectoderme et se montrent sous la forme de deux épaississements de ce feuillet, qui se détachent bientôt de la couche qui leur a donné naissance. Les recherches de Bobretzky sur le développement des Prosobranches (2), faites à l'aide d'une méthode plus sûre, amenèrent ce savant à la conclusion que le système nerveux est un produit du mésoderme. Bien que, au moment de l'apparition de l'ouvrage de Bobretzky, l'origine ectodermique du système nerveux fut déjà établie pour la plupart des animaux, les recherches de cet auteur furent accueillies avec tant de confiance que l'origine mésodermique du système nerveux des mollusques fut généralement considérée comme établie. Elle fut acceptée notamment par Fol (1), qui cependant démontra la formation des ganglions céphaliques aux dépens de l'ectoderme, chez les Ptéropodes, les Hétéropodes et les Pulmonés terrestres. Mais il admet d'autre part la formation des mêmes organes, aux dépens du mésoderme, dans les Pulmonés aquatiques. En ce qui concerne les ganglions pédieux, voici comment il s'exprime : “ Pour ces ganglions on peut donc bien dire qu'ils procèdent du mésoderme, sans préjuger la question encore pendante de savoir de quel feuillet primordial dérive la portion du mésoderme qui les constitue. „

---

(1) SALENSKY. *Beiträge zur Entwick. der Prosobranchiën.* (Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. 22).

(2) BOBRETZKY. *Studien ub. d. embr. Entwick. d. Gasteropoden.* (Archiv. f. micr. Anatomie, Bd. 13).

L'origine ectodermique des ganglions céphaliques et mésodermique pour toutes les autres portions du système, est aussi admise par Ray Lankester (2), qui, d'ailleurs, ne fournit aucune preuve à l'appui d'une semblable génèse.

La majorité des recherches récentes ont établi au contraire l'origine ectodermique de tout le système nerveux. Citons en premier lieu les travaux de Rabl (3), qui tranche la question dans le sens que je viens d'indiquer, sans apporter cependant d'observations bien concluantes sur la genèse des ganglions pédieux chez *Planorbis :* il arrive à une conclusion bien étrange et certainement erronée quand il fait dériver les ganglions pédieux et céphaliques d'une même ébauche. Hatschek (4) a prouvé pour Teredo l'origine ectodermique des ganglions pédieux, aussi bien que des ganglions céphaliques. Bientôt après, une semblable origine de tous les ganglions fut soutenue par Haddon (1), dans sa courte communication sur l'évolution de quelques mollusques. Les figures qu'il donne (fig. 15 loc. cit.), sont très probantes en ce qui concerne l'origine ectodermique des ganglions pédieux, bien que sa description soit fort brève et que les stades tardifs de l'évolution n'aient pas été figurés. A peu près en même temps que Haddon, Sarasin prouva l'origine ectodermique du système nerveux dans *Bithynia tentaculata*. Puis vinrent les beaux travaux de Kowalevsky sur le développement de *Chiton* et de *Dentalium* (2).

---

(1) Fol. *Sur le développement des Ptéropodes.* (Arch. de Zool. exp. F. IV).
» *Sur le développement embryon. et larvaire des Hétéropodes.* (Arch. de Zool. exp., T. V).
» *Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés.* (Arch. de Zool. exp., T. VIII).

(2) Ray Lankester. *Observations on the development of the Cephalopoda.* (Quarterly Journal of microscop science, Vol. XV, Nr 3).

(3) Rabl. *Ueber die Entwickl. der Tellerschnecke.* (Morph. Jahrbuch. Bd. V).

(4) Hatschek. *Ueber Entwickelungsgeschichte von Teredo.* (Arbeiten der Zoologischen Institut zu Wien. Bd. III).

Malheureusement cet illustre observateur n'a pas réussi à observer l'évolution de toutes les portions du système nerveux dans la même espèce de mollusques. Dans *Chiton*, il a observé seulement la formation des ganglions pédieux, dans *Dentalium* celle des ganglions céphaliques. Ses recherches prouvent incontestablement la génèse ectodermique des ganglions céphaliques et pédieux.

Quant aux particularités signalées dans l'évolution de *Chiton*, elles s'expliquent en partie par la texture du système nerveux de ce mollusque. Probablement elles seront complètement expliquées par les recherches embryogéniques et anatomiques dont seront l'objet, dans l'avenir, les autres représentants de ce type. Enfin les recherches de Ziegler (3), sur l'évolution de Cyclas, fournissent de nouvelles preuves en faveur de l'origine ectodermique du système nerveux.

Toutes les recherches susmentionnées démontrent : 1° que le systême nerveux des mollusques dérive de l'ectoderme et 2° que les deux portions principales du système nerveux, les ganglions céphaliques et les ganglions pédieux se forment indépendamment les uns des autres. Les premières siègent dans la portion préorale, les secondes dans la portion postorale de la larve.

---

(1) A. HADDON. *Notes on the development of mollusca.* (Quarterly Journal of microscop. science, T. XXII. N. S. 1882).

(2) KOWALEVSKY. *Embryogenie du Chiton Polii.* (Annales du Musée d'hist. naturelle de Marseille, t. I.) *Embryogénie du Dentalium*, t. II.

(3) ZIEGLER. *Die Entwicklung von Cyclas cornea. Lamm* (Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 41).

En ce qui concerne l'origine des ganglions viscéraux, les opinions diffèrent tellement que nous en reparlerons plus tard.

L'examen de l'évolution des ganglions pédieux et céphaliques nous autorise à conclure que les mollusques passent par le stade trochoneurula et, en conséquence, qu'un lien génétique les unit aux Neuraxonia et non aux Céphaloneura (1). Auxquels des Neuraxonia les mollusques sont-ils le plus apparentés? Pour le moment on se prononce généralement en faveur de leur affinité avec les Annélides, vu la ressemblance de leurs larves avec celles de ces vers. Cette manière de voir est aussi la mienne : les faits que j'ai exposés dans cet opuscule touchant l'évolution du mésoderme et du système nerveux, la justifient pleinement Dans ces derniers temps, nos connaissances relatives à l'évolution du système nerveux chez les Annélides se sont considérablement étendues, grâce aux belles recherches de Kleinenberg. A en juger par les résultats obtenus par ce savant, le développement du systême nerveux est beaucoup plus compliqué, chez *Lepadorhynchus* et quelques Phylodocides, que dans les autres Annélides. Faut-il attribuer cette différence à ce que les recherches de Kleinenberg ont été plus soignées que celles de ses prédécesseurs ou bien des différences existent-elles réellement? Pour ma part, j'incline en faveur de cette dernière alternative, attendu que des recherches fort minutieuses, touchant l'évolution du système nerveux d'autres Annélides, démontrent que, dans la majorité des représentants de ce type, le système nerveux apparaît comme un simple épaississement de l'ectoderme et que sa formation ne s'accompagne pas des processus compliqués que Kleinenberg a décrits chez *Lepadorhynchus*. Le type du développement du système nerveux décrit par Kleinenberg n'a été observé nulle part ailleurs. Si donc dans l'évolution des mollusques, l'on n'observe pas des processus aussi compliqués, l'on n'en peut nullement conclure que le système nerveux des mollusques ne serait pas homologue de celui des Annélides.

---

(1) Voyez « *Développement des Annélides.* » Partie générale. (*Archives de Biologie*, t. VI).

L'évolution du système nerveux des mollusques peut être, au contraire, assimilée à celle de cet appareil chez les Annélides aussi bien dans son ensemble que dans ses détails. On a vu que, dans *Vermetus*, il existe, entre les deux ébauches des ganglions pédieux, une bandelette ciliaire, qui répond à la gouttière médullaire des Annélides.

L'on rencontre dans la littérature diverses indications qui tendent à établir la présence de formations semblables chez d'autres mollusques. L'on a même signalé, chez certaines formes, un véritable sillon. Ainsi chez *Lymnæus*, ce sillon est recouvert de cils (voyez Fol, Gastéropodes Pulmonés, fig. VIII, p. 169). Ce sillon a été observé maintes fois (Lereboullet, Ray Lankester); mais on ne lui a pas attribué sa véritable signification. Dans d'autres mollusques il n'a pas été décrit. Il se peut qu'il y soit faiblement différencié; peut-être y est-il dépourvu de cils, comme chez quelques annélides, (*Nereis cultrifera* par exemple).

L'évolution des mollusques présente une différence importante avec le développement des annélides, en ce sens, que chez les premiers les otocystes sont fort répandus, tandis que dans la majorité des représentants des annélides ils font défaut. L'on peut dire que, dans la classe des annélides, ces organes sont moins fréquents que dans les autres embranchements. Ils ne se rencontrent que rarement dans leurs larves. Cependant les recherches de Hatschek sur l'évolution d'*Eupomatus uncinatus* ont établi une complète analogie entre l'évolution des otocystes de cet annélide et celle de ces organes des mollusques. A en juger d'après les figures qu'il en donne, les otocystes apparaissent, dans la région postorale de la larve, antérieurement à la formation du système nerveux. Il est vrai que, d'après Hatschek, les otocystes de *Eupomatus* se formeraient aux dépens d'une seule cellule ectodermique, qui se vacuolise, tandis que, dans les mollusques, ils se forment aux dépens d'une invagination formée de plusieurs cellules; mais cette différence ne suffit pas pour révoquer en doute l'homologie de ces organes dans les deux classes d'animaux.

Les faits sur lesquels je viens d'attirer l'attention montrent bien que les ganglions céphaliques et pédieux des mollusques sont les homologues des ganglions céphaliques et de la chaîne ganglionnaire ventrale des annélides. Cette homologie me paraît définitivement établie. Mais il est beaucoup plus difficile de trouver, dans le système nerveux des annélides, les homologues du système nerveux viscéral des mollusques. Cette difficulté dépend en partie de ce que l'évolution de cette portion du système nerveux a été fort peu étudiée jusqu'ici. Seules les recherches de Ziegler (1) et de Schmidt (2) donnent quelques renseignements sur le développement des ganglions viscéraux dans les Lamellibranches et celles de Sarasin (3), touchant l'évolution du système nerveux viscéral dans *Bythinia*. Ces observations arrivent unanimement à la conclusion que les ganglions viscéraux se forment indépendamment du système nerveux central et se réunissent plus tard avec les ganglions céphaliques. Ses recherches sur l'évolution du système nerveux viscéral ont fait croire à Sarasin que les ganglions viscéraux sont homologues aux ganglions de la chaîne ganglionnaire ventrale. Voici comment il s'exprime : “ Ainsi mes recherches ont démontré que le système nerveux des Céphalophores comprend une chaîne ganglionnaire ventrale, constituée par trois paires de ganglions, les ganglions pédieux, viscéraux et abdominaux, une paire de ganglions buccaux, dérivés de la portion antérieure de l'œsophage, et un ganglion olfactif impair qui siège à la face dorsale. „ (Sarasin, p. 56.)

---

(1) ZIEGLER. *Die Entwickelung von Cyclas cornea.* (Zeitschrift f. wiss. Zologie, bl. 41.)

(2) F. SCHMIDT. *Beitrag zur Kenntniss der postembryon. Entwick der Najaden.* (Arch. f. Naturgeschichte 1883.)

(3) SARASIN. *Entwickelung der Bithynia tentaculata.* (Arbeiten aus den zool., zoot Inst. zu Würzburg, bd. 6.)

Les ganglions viscéraux sont-ils vraiment homologues à la chaîne ganglionnaire ventrale des annélides, ou bien répondent-ils au système nerveux sympathique de ces vers ? C'est là une question difficile à trancher en présence des opinions discordantes relativement au développement de cette portion du système nerveux. La texture anatomique du système nerveux viscéral et les rapports qu'il affecte avec les ganglions céphaliques et non avec les ganglions pédieux ne parlent pas en faveur de l'hypothèse de Sarasin. Cet observateur n'attribue pas à ces faits l'importance qu'ils méritent : les rapports des ganglions viscéraux et de leur commissure avec les ganglions céphaliques ou les ganglions pleuraux sont, à notre avis, un point qui ne peut être négligé. Pour ma part je suis disposé à croire que le système nerveux viscéral des mollusques doit être comparé au système nerveux sympathique des annélides et non avec la chaîne ganglionnaire ventrale de ces animaux.

La différenciation du mésoderme et l'évolution du cœlome chez *Vermetus* et chez les autres mollusqnes représente une série complexe de processus, qui aboutissent en définitive à l'apparition de nombreuses lacunes séparées les unes des des autres par des cloisons cellulaires. Une semblable cavité du corps a été désignée sous le nom de Schizocèle et comparée aux lacunes du parenchyme des Plathelmintes.

Aussi les frères Hertwig classent-ils les mollusques à côté des Turbellariés dans le groupe des bilatéraux pseudocœliens. Les conclusions des Hertwig étaient basées exclusivement sur des données anatomiques; mais les recherches embryologiques s'opposent à la réunion des Plathelmintes et des mollusques dans un groupe commun.

Cette opinion des frères Hertwig n'est plus soutenable, depuis que Kowalevsky (1) a démontré que dans les embryons de *Chiton* et de *Dentalium*, le mésoderme se délamine de la même manière que dans les Entérocéliens et que Grobben (1) a établi que, dans les Céphalopodes adultes, le mésoderme et le cœlome ne diffèrent guère du mésoderme et de l'Entérocèle des autres animaux par des caractères aussi tranchés que l'ont pensé les frères Hertwig. Néanmoins la texture du mésoderme et la constitution du cœlome des mollusques soulèvent bien des questions qu'il est bien difficile de trancher en se fondant sur les recherches faites jusqu'ici. Les études de Grobben concernent les Céphalopodes, qui constituent un groupe à part parmi les mollusques. Aussi conviendrait-il, en vue de trancher la question de savoir quelle est la signification de la cavité du corps des mollusques, de s'adresser à d'autres formes de cet embranchement. Dans ses recherches sur *Chiton* et *Dentalium*, Kowalevsky ne décrit que les stades de l'évolution dans lesquels le mésoderme se trouve déjà délaminé comme dans les Entérocéliens; il ne résoud pas la question de savoir comment cet entérocèle se transforme en un système de lacunes. Cette transformation est-elle due à ce que l'entérocèle se cloisonne et se divise en plusieurs lacunes ou l'entérocèle disparaît-il complètement et le schizocèle se creuse-t-il dans la masse mésodermique qui circonscrivait l'entérocèle ? De nouvelles recherches étaient nécessaires pour résoudre ces questions et pour déterminer les rapports qu'affectent les cavités dites schizocéliennes des mollusques avec le cœlome des vers annelés.

---

(1) KOWALEVSKY. *loc. cit.*

Dans la première partie de cet article, j'ai fait connaître mes observations sur ces points. Dans *Vermetus* le mésoderme apparaît au début sous la forme de minces plaques logées dans les parties pré- et postorale de l'embryon et qui procèdent de l'ectoderme. Ces plaques qui, par leur situation, répondent complètement aux bandelettes mésodermiques des Annélides sont au début dépourvues, de cavités. Il apparaît bientôt dans

---

(2) GROBBEN. *Morph. Studien uber den Harn und. Geschl. der Cephalopoden*. (Arbeit. aus den zool. Inst. zu Wien, bd. V.)

ces plaques non des lacunes multiples comme on en constate à des stades plus âgés, mais bien une cavité continue, résultant du dédoublement des plaques mésodermiques en splanchnopleure et en somatopleure et qui répond complètement au cœlome des Entérocéliens. L'apparition du cœlome, dans l'épaisseur des plaques mésodermiques, caractérise la deuxième période de l'évolution du mésoderme. A ce stade les embryons de *Vermetus* représentent un Entérocélien entendu conformément aux idées des frères Hertwig.

Les deux cavités des plaques mésodermiques se confondent bientôt en une seule par la disparition de la cloison qui les séparait au début. Les parois qui délimitaient le cœlome, surtout la somatopleure, s'épaississent et font peu à peu disparaître le cœlome. Au début la somatopleure consiste en des cellules aplaties entre lesquelles se forment bientôt des espaces lacunaires. Ces cellules deviennent étoilées et tout le mésoderme se transforme en une masse spongieuse dont les cavités, ou en d'autres termes les lacunes, représentent le cœlome définitif. Cette modification du mésoderme caractérise la troisième période de l'évolution de ce feuillet et aboutit à l'état définitif du mésoderme

Les deux premières périodes de l'évolution du mésoderme ont été observées, non seulement dans *Vermetus*, mais aussi dans *Dentalium* et *Chiton* et cela d'une manière fort détaillée par Kowalevsky. En conséquence, une semblable évolution du mésoderme peut être considérée comme répandue chez les mollusques. Comme dans *Chiton* et *Dentalium*, le mésoderme et le cœlome définitifs sont fort semblables à ceux des autres mollusques, on est en droit d'induire que l'évolution ultérieure de leur mésoderme, notamment la formation de leur cavité définitive suit la marche que j'ai observée et décrite chez *Vermetus*. Certes, ces faits ne sont pas prouvés pour tous les mollusques et il est même possible que les choses ne se passent pas chez tous de la même manière : chez *Cyclas*, Ziegler (1) a décrit des bandelettes mésodermiques et un mésenchyme; il affirme que les premières ne se délaminent jamais en feuillets somatique et splanchnique, mais que des lacunes apparaissent directement dans ces formations. Ziegler ne considère pas même la cavité péricardique comme homologue du cœlome des Entérocéliens : il l'appelle un Schizocèle secondaire et exprime l'opinion qu'elle pourrait n'être qu'une portion de l'appareil rénal (1).

---

(1) ZIEGLER. *Die Entwickelung von Cyclas cornea*. (Zeitschr. f. wiss zoologie, t. 41.)

Pour le moment il est encore très difficile de trancher la question de savoir de quelle manière l'évolution du mésoderme de *Cyclas* se rattache à celles des autres mollusques. Les lamellibranches ont été moins étudiés, au point de vue embryogénique, que les autres mollusques. Mais, en tous cas, la présence de bandelettes mésodermiques dans *Cyclas* démontre que l'évolution du mésoderme des lamellibranches suit, jusqu'à un certain moment, la marche caractéristique du développement des Céphalophores.

Tout cela démontre : 1° que le mésoderme définitif des mollusques est tout au moins en partie le produit de cellules éparses, mais qu'il procède aussi partiellement de bandelettes mésodermiques; 2° que dans quelques Céphalophores, et peut-être aussi chez des lamellibranches, les plaques mésodermiques se dédoublent en splanchnopleure et en somatopleure et donnent lieu à la formation d'une fente homologue au cœlome et 3°, que la cavité du corps définitive des Céphalophores présente tous les caractères d'un schizocèle, qui prend naissance après la disparition de l'entérocèle.

Si, en se fondant sur ces faits, l'on compare le mésoderme des mollusques, celui des Céphalophores du moins, avec le mésoderme des Plathelmintes, l'on reconnaîtra sans peine que, de l'analogie de structure entre ces formations, on ne peut guère conclure à des liens génétiques entre les deux groupes.

Dans les Plathelmintes la formation de lacunes dans le mésoderme s'opère directement. Dans les mollusques les lacunes schizocéliennes apparaissent secondairement et n'intéressent que le feuillet somatique. Si l'on veut désigner les unes et les autres sous le nom de schizocèle, il est indispensable de faire observer que le schizocèle des Plathelmintes est un schizocèle primordial, tandis que celui des Mollusques est un schizocèle secondaire. Il est évident que la préexistence d'un l'entérocèle, chez les mollusques, éloigne considérablement ces animaux des Plathelmintes, au lieu de les confondre dans un groupe commun, comme l'ont fait les frères Hertwig, en se basant sur des faits anatomiques.

---

(1) ZIEGLER. *Loc cit* p. 556.

L'existence de bandelettes mésodermiques chez les mollusques, la délamination de ces dernières en splanchnopleure et en somatopleure chez quelques-uns d'entre eux, constitue un argument puissant en faveur de la parenté des mollusques avec les Neuraxonia et particulièrement avec les Annélides. Ainsi donc l'évolution du mésoderme conduit aux mêmes conclusions que l'évolution du système nerveux.

Malheureusement jusqu'ici les données embryologiques acquises à la science sont insuffisantes pour trancher la question de savoir si la délamination du mésoderme est un phénomène primordial, hérité de formes ancestrales communes, par les mollusques et les annélides ou bien un phénomène secondaire. Il est difficile d'imaginer à priori quelles raisons auraient pu amener, avec la délamination du mésoderme, l'apparition d'un entérocèle, destiné à disparaître, pour être remplacé ensuite par un schizocèle persistant chez l'adulte. Il est donc fort probable que la délamination qui s'observe chez les formes actuelles, dans le cours du développement, a sa raison d'être dans l'histoire phylogénique des mollusques, qu'un entérocèle a existé chez les formes ancestrales de ces animaux et que la délamination du mésoderme est palyngénétique et par conséquent primordiale. Au contraire, la transformation directe des plaques mésodermiques en un mésenchyme, est bien probablement le résultat d'avec accélération embryogénique. Ce qui tend à faire croire qu'il en est bien ainsi c'est que les deux processus s'observent chez des espèces voisines. Tandis que, chez *Chiton*, les bandelettes mésodermiques se dédoublent en somatopleure et splanchnopleure (Kowalevsky, loc. cit.), chez *Paletta*, des cellules mésodermiques détachées des bandelettes mésodermiques tombent dans le blastocèle pour y former un mésenchyme, traversé par des lacunes (Patten, loc. cit.) Chez *Cyclas* (Ziegler, loc. cit.) et chez *Teredo* (Hatschek), les modifications des bandelettes mésodermiques sont en tous points semblables à celles qu'elles subissent chez *Patella*.

Les changements des bandelettes mésodermiques que j'ai signalés chez *Vermetus*, je veux dire la formation d'un schizocèle, sont aussi reconnaissables chez les annélides. Dans les larves de *Terebella* et d'*Aricia*, tout le mésoderme céphalique dans lequel on distingue au début une cavité nettement développée, se transforme par la suite en une masse spongieuse, dont les cavités sont de tous points comparables au Schizocèle des mollusques.

L'évolution du péricarde et du cœur ont été si incomplètement étudiés jusqu'ici qu'il est fort difficile de généraliser les faits relatifs à ce sujet.

Il est fort probable que la cavité péricardique est au début une formation paire : c'est le cas notamment dans les stades précoces de l'évolution chez *Cyclas* (Ziegler). Il est probable aussi, qu'au cours de l'évolution, au moment où la symétrie bilatérale tend à s'effacer, l'un seulement des organes péricardiques se développe. Ziegler conteste, sans raisons suffisantes à mon avis, que la cavité péricardique soit d'origine entérocélienne; il la regarde comme une partie du schizocèle secondaire. Cette manière de voir a un double défaut : 1° elle éloigne complètement au point de vue anatomique, le péricarde des mollusques de celui des autres animaux et 2° elle n'est justifiée, ni par la génèse de l'organe, ni par ce fait que ses parois donnent naissance au cœur.

La cavité péricardique de *Cyclas* résulte de la délamination d'une des extrémités des bandelettes mésodermiques, ce qui prouve qu'elle répond au cœlome, comme c'est le cas pour toutes les cavités péricardiques dans les autres animaux. Chez *Cyclas,* comme dans les autres animaux, le cœur, ou du moins son ventricule, dérive de la paroi splanchnique du péricarde; la cavité du cœur est un reste du blastocèle. Ces faits démontrent que le péricarde et le cœur de *Cyclas* sont complètement homologues aux organes analogues des autres animaux.

Le Vermet diffère de *Cyclas* (1) par le mode de formation de la première ébauche du péricarde. Dans *Vermetus* elle se forme indépendamment du mésoderme somatique et apparaît comparativement beaucoup plus tôt que dans *Cyclas.* Mais le péricarde y affecte les mêmes rapports avec le rectum que dans *Cyclas*, ce qui permet de supposer que sa séparation d'avec le mésoderme somatique, est le résultat de modifications secondaires survenues chez les Céphalophores, après leur séparation de la souche ancestrale commune aux Céphalophores et aux Lamellibranches.

Ainsi donc l'évolution de la cavité péricardique dans les mollusques peut être facilement ramenée au type de la formation du cœlome. Le mode de formation du cœur, dans les mollusques, aux dépens de la paroi péricardique, est complètement analogue à la formation des vaisseaux sanguins chez les annélides, où ils prennent naissance dans la splanchnopleure. Cette analogie nous permet d'expliquer un fait remarquable de l'évolution des mollusques : c'est le passage du rectum à travers le cœur. J'ai déjà fait observer, dans mes recherches sur le développement des Annélides, que l'on doit regarder, comme point de départ des vaisseaux sanguins, une cavité remplie de liquide, qui siège entre le feuillet splanchnique et l'entoderme, la cavité périgastrique ou “ la gaine intestinale „ de Claparède. Les parois de cette cavité donnent naissance aux vaisseaux sanguins ventral et dorsal, qui pendant longtemps, toujours même chez certaines espèces, restent en communication avec cette cavité. Bütschli attribue à bon droit à cette cavité la signification du blastocèle.

---

(1) Je prends *Cyclas* pour point de comparaison, parce que l'évolution du péricarde y a été plus complètement étudiée que dans les autres mollusques.

L'évolution des vaisseaux sanguins dans les mollusques débute par la formation du cœur, qui apparaît sous la forme d'une cavité, circonscrivant la portion postérieure du canal digestif. Cette cavité délimitée par le feuillet splanchnique du péricarde est évidemment homologue à la cavité périgastrique des Annélides; mais dans les mollusques, son évolution dépasse le stade réalisé chez les Annélides : elle acquiert des parois musculaires et se transforme en un cœur fort complexe. Malgré son développement considérable, le cœur des Mollusques affecte toujours avec le rectum des rapports semblables à ceux que la cavité périgastrique des Annélides affecte avec l'intestin : le rectum traverse la cavité cardiaque et est immédiatement baigné par le sang, comme c'est le cas dans les Annélides. Sous ce rapport les Lamellibranches sont plus voisins des Annélides que les Cephalophores; aussi les rapports que leur rectum affecte avec le cœur sont-ils plus primitifs que dans ces derniers.

Je crois que les faits que j'ai signalés suffisent à démontrer que les mollusques sont apparentés aux Annélides. Cette manière de voir, à l'appui de laquelle j'ai taché de fournir quelques preuves nouvelles, suggère naturellement la question de savoir, combien de segments entrent dans la composition du corps des mollusques. Cette question a été tranchée de différentes manières. L'embryogénie démontre que la portion somatique ou postorale des mollusques n'est point segmentée. Cette réponse n'est nullement en opposition avec l'opinion que je défends, quant aux affinités entre les Mollusques et les Annélides, si l'on admet que les déviations de la forme ancestrale commune aux Mollusques et aux Annélides, ont débuté à un stade larvaire et ont porté graduellement sur l'organisation de l'animal.

EXPLICATION DES PLANCHES.

ABRÉVIATIONS.

A, B, C, D, D′, D″ etc. = désignent des macromères.
a — q. = désignent des micromères.
Ap. = Recessus de la glande pédieuse postérieure.
bp. = Blastopore.
Cap. = Cellule postérieure, axiale du pied.
Cbr. = Cavité branchiale (palléale). (Fig 9 au lieu *C bi* il faut lire *Cbr*).
Cch. = Coquille.
Cer, Com. = Commissure cérébrale.
Cem. = Cœur larvaire.
Cm, Cms. = Cœlome.
Cn c = Commissure cérébro-viscérale.
Cnp. = Commissure viscéro-pedale.
Cp. = Cellule axiale pédieuse.
Cr. = Cœur.
Cnv. = Ebauche du ganglion pédieux.
Crst. = Cristallin (Fig. 29 *A*, 30 *Cr*).
Cs. = Cellule axiale céphalique (sincipitale).
Cvcp. = Cœlome céphalique.
Cvl. = Cavité du voile (reste du blastocèle).
Ec (Mic). = Ectoderme, Micromères.
Ecpl. = Epaississement de l'ectoderme au bord de la glande préconchylienne, qui donne naissance au mésoderme péricardique.

Enp (*Mac*). = Entoderme primitif. Macromères.
Ens. = Entoderme secondaire.
Fpl. = Repli de la paroi de la cavité branchiale.
Gc, Gcph. = Ganglion cérébral.
Gc ch. = Glande préconchylienne.
Gp. = Ganglion pédieux.
Glpda. = Glande pédieuse antérieure.
Glpdp. = Glande pédieuse postérieure.
I, Y. = Œil.
Invn. = Invagination nerveuse céphalique.
Inb. = Invagination buccale.
Inr. = Orifice renale.
Invpl. = Invagination palléale.
Ksp. = Figure kariokynétique du nucleus.
Mac. = Macromère.
Mcep. = Mésoderme céphalique.
Mcol. = Muscle collumellaire.
Mic. = Micromère.
Ms. = Mésoderme.
Msc. = Mésoderme cervical.
Mspc. = Mésoderme péricardique.
Nbr. = Commissure viscérale gauche.
Nl. = Nerf tentaculaire.
Np. = Nerf pédal.
Npl. = Commissure viscérale droite.
O. = Bouche.
Oes. = Œsophage.
Op. = Opercule.
Ot. = Otocyste.
P. = Pied.
Pch. = Cavité péricardique.
Pcsm. = Somatopleure du mésoderme péricardique.
Pcsp. = Splanchnopleure du mésoderme péricardique.
pl. = Manteau.
Plf. = Repli palléal.
Pllb. = Plaque labiale.
Plsn. = Plaque céphalique (l'ébauche du ganglion céphalique et de l'œil).
Pms. = Portion antérieure du pied où se trouvent les ganglions pédieux (corresp. au propodium).

Pm. = Partie postérieure du pied, où se trouve la glande pédieuse postérieure (correspond. au mésopodium.
Ppd. = Plaque médullaire du pied, qui donne naissance au gangl. pédieux.
Ppm. = Partie protoplasmique d'un blastomère.
R. = Rectum.
Rn. = Rein.
Som. = Somatopleure.
Spl. = Splanchonpleure.
Sr (*Rs*). = Sac de la radula.
T. = Tentacule.
V. = Vitellus.
Vl. = Voile.
X. = Invagination problèmatique de l'ectoderme.

PLANCHES XXV A XXXII.

Fig. *A-Z, A'-K'*. Vue externe des embryons aux divers stades du développement.
Fig. 1. Coupe de l'œuf au stade *C*.
Fig. 2. Coupe de l'œuf au stade *F*.
Fig. 3, 3 *A*. Deux coupes de l'œuf au stade *G*.
Fig. 4. Coupe longitudinale de l'œuf au stade *J*.
Fig. 5. Coupe longitudinale de l'œuf au stade *K*.
Fig. 6, 6 *A*, 6 *B*. Coupes longitudinales de l'œuf au stade *O*.
Fig. 7. Coupe longitudinale de l'œuf au stade *R*.
Fig. 8. Coupe longitudinale de l'œuf au stade *S*.
Fig. 9. Coupe longitudinale de l'œuf à un stade voisin, du stade *V*.
Fig. 10, 10 *A*. La même au stade voisin de *Y*.
Fig. 11. Série de coupes transversales de l'embryon au stade *Z*.
Fig. 12 *A*, *B*. Deux coupes transversales de la partie postérieure de l'embryon au stade *Y*.
Fig. 13 *A-H*. Série de coupes transversales de la partie moyenne de l'embryon au stade *Z-W*.

Fig. 14 *A-I*. Série de coupes transversales de l'embryon au stade *W*.

Fig. 15-17. Trois coupes transversales d'embryons à différents stades du développement, pour montrer le développement des otocystes.

Fig. 18 *A-C*. Trois coupes transversales d'un embryon au stade voisin du stade *A'* pour montrer le cœlome.

Fig. 19. Coupe longitudinale d'un l'embryon arrivé à peu près au même stade du développement que celui qui est en 18.

Fig. 20 *A-C*. Trois coupes transversales de la partie antérieure d'un embryon au stade *A'*. (Par suite d'une erreur commise par le lithographe toutes les coupes sont désignées par 20 *A*; la coupe médiane doit être désignée par 20 *B*, la coupe de droite par 20 *A*).

Fig. 21 *A-C*. Coupes tranversales d'un embryon appartenant au stade *D'*.

Fig. 22-25. Coupes transversales du pied, à l'endroit où se montrent les ganglions pédieux chez des embryons à divers stades du développement.

Fig. 26. Coupes transversales de la partie antérieure d'un embryon au stade voisin de *F'*.

Fig. 27. Coupe horizontale de la partie antérieure d'un embryon au même stade du développement que celui de la figure précédente.

Fig. 28. Coupes transversales de la partie antérieure d'un embryon du stade *G'*.

Fig. 29 *A-B*. (La coupe droite 29 *A* doit être désignée par 29 *B*). Coupe longitudinale d'un embryon d'un stade intermédiaire entre *G'* et *H'*.

Fig. 30 *A-E*. Coupes transversales de la partie antérieure d'un embryon au stade *J'*.

Fig. 31 *A-E*. Coupes longitudinales d'un embryon au stade *K'*.

Fig. 32. Deux coupes tranversales par la partie buccale d'un embryon, pour montrer la formation de la commissure entre deux ganglions cérébraux.

Fig. 33 *A-B*. Deux coupes horizontales par la partie antérieure d'un embryon au stade *B'*.

Fig. 34 *A-D*. Coupes longitudinales d'un embryon au stade *H'-J'*.

Fig. 35 *A-D*. Coupes transversales du pied de l'embryon adulte (stade *J'-K'*).

Fig. 36 *A*, *B*. Deux coupes longitudinales d'un embryon à un stade voisin *D' E'*.

Fig. 37. Coupe longitudinale du stade *F'*.

Fig. 38. Coupe transversale à travers le repli palléale d'un embryon du stade *A'-B'*.

Fig. 39 *A-N*. Coupes tranversales par la cavité branchiale et le pied d'un embryon au stade *G'*.

Fig. 40. Coupe transversale par la partie péricardique d'un l'embryon à un stade voisin de *B'*.

Fig. 41 *A-B*. Deux coupes transversales de la région de la cavité péricardique d'un embryon au stade *B'-C'*.

BOUND DEC 1974

3 2044 093 335 156

Date Due